VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

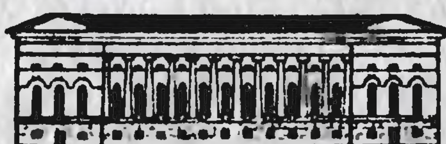
ISSN 0206—0477

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИССЛЕДОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ И МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ





АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 152

ИССЛЕДОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ И МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Под редакцией Л. А. Кутиковой

ЛЕНИНГРАД
1986

USSR ACADEMY OF SCIENCES

PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, VOL. 152

THE INVESTIGATIONS OF THE FRESHWATER AND MARINE INVERTEBRATES

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), *Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г Петрушевская, В. А. Тряпицын, И. М. Фокин, С. Я. Цалолихин, В. В. Хлебович*

Рецензенты:

В. Я. Бергер, И. И. Николаев

В сборнике представлены работы, посвященные фауне континентальных и морских водоемов, вопросам зоогеографии, эколого-физиологическим аспектам исследования гидробионтов, проблемам современной гидробиологии и экосистемному подходу в изучении водоемов.

Книга может интересовать гидробиологов, зоологов, экологов и биологов широкого профиля.

И $\frac{200150100-012}{055(02)3-86}$ Без объявления

© Зоологический институт АН СССР, 1986

Предисловие

Настоящий сборник „Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных" сотрудники Зоологического института АН СССР и члены Ленинградского отделения Всесоюзного гидробиологического общества посвящают светлой памяти крупнейшего отечественного зоолога и гидробиолога, заслуженного деятеля науки, профессора Владимира Ивановича Жадина (1896—1974), 90-летие со дня рождения которого отмечает научная общественность.

С именем Владимира Ивановича связано развитие советской гидробиологии в 20—70-е годы в области познания жизни в континентальных водоемах различного типа. Свои выдающиеся организаторские способности и многогранные научные интересы как зоолога, так и гидробиолога Владимир Иванович претворил в издание серии монографий и руководств, таких известных как „Фауна рек и водохранилищ", „Моллюски пресных и солоноватых вод СССР", „Жизнь пресных вод СССР", не потерявших до сих пор своей актуальности. В течение многих лет Владимир Иванович стоял во главе Гидробиологического отдела Зоологического института АН СССР, из которого позднее выделилась созданная им Лаборатория пресноводной и экспериментальной гидробиологии. Владимир Иванович был организатором и бессменным председателем Ленинградского отделения ВГБО (1948—1974). По его инициативе в Зоологическом институте проводились регулярно Всесоюзные совещания гидробиологов (1946—1962), отражающие почти все главные направления гидробиологических исследований в нашей стране. Опубликованные итоги работ этих совещаний составили ценный фонд отечественной гидробиологии. Владимир Иванович принимал активное участие (1956—1965) в работе Международной ассоциации лимнологов, в 1959 г избирался ее вице-президентом, а в 1965 г. на XVI Международном конгрессе лимнологов в Варшаве был награжден почетной медалью им. Э. Науманна.

Прошли годы... Время высветило бесценные начинания, подтвердившиеся прогнозы — огромный вклад Владимира Ивановича в науку.

Настоящий сборник объединяет зоологические и гидробиологические работы коллег Владимира Ивановича, его непосредственных учеников, а также молодых исследователей. В статьях Ю. И. Галкина, А. Н. Голикова, О. Н. Мандрыка, Я. И. Старобогатова и А. В. Корнюшина, В. В. Хлебовича и А. Ю. Комендантова отражены новые подходы к систематике, экологии и зоогеографии моллюсков, чему

были посвящены зоологические интересы и Владимира Ивановича. Сознавая большую теоретическую и практическую значимость фундаментальной науки — систематики животных, Владимир Иванович стремился обеспечить выпуск руководств и определителей по различным водным животным. Результаты исследований гидробионтов представлены в статьях И. А. Рубцова, В. А. Петухова и С. Я. Цалолихина, Л. А. Кутиковой, В. Р. Алексеева и Н. Я. Попова.

Под руководством и при личном участии Владимира Ивановича были проведены многие комплексные гидробиологические экспедиции в различные районы нашей страны, а результаты их были опубликованы в многочисленных сборниках. Владимир Иванович стоял у истоков многих современных направлений и методов исследования в гидробиологии. Различные аспекты деятельности гидробиологов в настоящее время отражены в работах М. Б. Ивановой, И. Г Моисеевой и В. Р Алексеева, Е. А. Курашова, В. Е. Панова, Т С. Смирновой и О. В. Беляковой.

Книга открывается статьей П. Л. Пирожникова по истории изучения донной фауны водоемов нашей страны с 20-х годов, когда началась плодотворная научная деятельность В. И. Жадина, ярко осветившая полувековой период советской науки.

Председатель Ленинградского отделения
Всесоюзного гидробиологического общества

Л. А. Кутикова

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

П. Л. Пирожников

К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ДОННОЙ ФАУНЫ КРУПНЫХ РЕК, ВОДОХРАНИЛИЩ И ЭСТУАРНЫХ РАЙОНОВ

В истории исследований донной фауны крупных рек нашей страны выделяются 20-е и 30-е годы... В этот период многое для характеристики видового состава, плотности донного населения и образуемой биомассы дали исследования в низовьях Днепра, Дона, Волги, Камы и Оки, разновременно проводившиеся Днепровской биологической станцией, Доно-Кубанской рыбохозяйственной станцией, Волжской и Окской биологическими станциями.

Особенно значительный вклад был сделан Волжской биологической станцией, работы которой по изучению придонного населения велись в 1921—1924 гг. в верхнем, среднем и нижнем течении реки. Результаты обработки большого материала составили содержание капитальной монографии А. Л. Бенинга (1924).

В монографии очень полно освещен систематический состав придонной фауны, приведены количественные данные, карты распределения массовых видов, данные по экологии олигохет, моллюсков, гаммарид, личинок поденок, ручейников, двукрылых. Отдельная глава посвящена классификации и описанию биоценозов, приуроченных к различным грунтам, характерным для русла реки, рукавов и заливов, к зарослям макрофитов. Дополнительный интерес вызвали степень и особенности распространения в бассейне Волги большой группы гаммарид, мизид и кумацей. В общей сложности в составе придонной фауны реки насчитывалось 408 видов, в том числе 65 видов личинок двукрылых, 38 видов нематод, 27 — олигохет, 26 — амфипод.

Монография А. Л. Бенинга приобрела значение памятника придонной фауны великой реки в ее естественном состоянии, т. е. до перекрытия реки плотинами ряда крупных гидроэлектростанций.

В 20-е годы значительные работы велись по изучению бентоса р. Оки в районе г Мурома. Это было задачей Окской биологической станции, работавшей под руководством ее основателя — В. И. Жадина. Будучи реорганизована в 1932 г. в комплексную станцию, она провела в 1934 г. маршрутные работы на Днепре, Куре и Волхове, в 1935 г.— на реках Рион и Занга, в 1936 г.— на реках Валдайской возвышенности и Кольского полуострова. Во время этих работ было взято свыше тысячи проб бентоса, обработка которого и позволила характеризовать донную фауну названных рек, связав ее особенности с экологическими условиями, резко различными в этих реках.

Результаты 10-летних исследований в очень полном виде изложены в монографии В. И. Жадина (1940).

Нельзя не отметить, что с начальным этапом работ Новинской комплексной станции связаны синхронные и синтопные исследования бентоса рек с точными данными по придонным скоростям течения и донным отложениям. Это было заслугой Е. С. Неизвестновой-Жадиной (1937), высоко оцененной на совещании в Зоологическом институте АН СССР осенью 1937 г. На совещании была одобрена предложенная ею экологическая классификация донных биоценозов крупных и средних рек. Положительно отнеслись и к характеристикам биотопов и ценозов, совмещенным с поперечными профилями реки.

Исследования донной фауны Оки и других рек велись в 30-е годы Гидробиологическим отделом Зоологического института АН СССР. Результаты этих исследований изложены в монографии В. И. Жадина „Фауна рек и водохранилищ" (1940): дан сравнительный обзор биоценозов рек и водохранилищ, рассмотрено влияние гидротехнических сооружений на донную фауну рек, изложена теория биологической продуктивности водоемов.

Автор придавал большое значение аккумуляции органических веществ, поскольку большинство придонных беспозвоночных питается детритом. Гипераккумуляция влечет за собой обеднение донной фауны, впервые отмеченное при изучении Днепровского водохранилища (Кичкасская яма).

Природная фауна Днепра отличалась большим разнообразием (Оливари, 1953), образуя биоценозы, сходные с волжскими. В медиали реки характерными были псаммореофильный ценоз, в рипали — пелореофильный, в пойменных водоемах — пелофильный. Донная фауна дельты Днепра привлекала внимание ряда зоологов-специалистов по отдельным группам, но результаты публиковались разновременно и не могли дать картины населения в целом. Эту задачу взял на себя Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1948), описав пять основных биоценозов, сходных по видовому составу и количественным показателям с сообществами дельты Дона. Для тех и других характерна значительная доля каспийских гаммарид, корофиид и кумацей. В дальнейшем ценные исследования велись Ю. М. Марковским (1954).

Перекрытие Днепра плотинами гидроэлектростанций и образование крупных водохранилищ привело к исчезновению реофильных видов беспозвоночных и к образованию лимнофильных ценозов как и в волжских водохранилищах. Численность дрейссены резко возросла, что было следствием повышенной выживаемости ее пелагических личинок в условиях замедленного стока и богатого бактерио- и фитопланктона (Пирожников, 1971).

Аналогичные процессы протекали и в р. Дон и созданном Цимлянском водохранилище, донная фауна которого стала объектом круглогодичных исследований под руководством И. И. Лапицкого (1970). Начальный этап формирования донного населения этого высокопродуктивного водоема сопровождался изменением видового

состава и значительным увеличением плотности и биомассы донного населения в новом водоеме. Так, в первые же годы число видов, образующих донную фауну Цимлянского водохранилища, уменьшилось со 133 в 1952 г. до 65 в 1954 г. (Иоффе, 1954; Мирошниченко, 1958). Плотность донного населения в этот период в бентали Потемкинского плеса увеличилась на заиленных песках с 522 до 4755 экз./м^2, биомасса — с 1,2 до 12,7 г/м^2 Значительным было повышение биопродуктивности в волжских водохранилищах, что вызвало известное опасение в отношении продуктивности дельты Волги и Северного Каспия. Этот вопрос был рассмотрен. Было показано, что биомасса солоноватоводных моллюсков, высших ракообразных, олигохет, амфаретид и личинок хирономид после зарегулирования стока Волги не только не понизилась, но даже заметно возросла (Осадчих, 1963).

К 30-м годам относятся первые количественные данные по бентосу Невской губы и Енисейской губы. Исследования в первом районе велись в 1935—1937 гг. под руководством К. М. Дерюгина. Они показали, что на илистых грунтах преобладают олигохеты, на глинистых выделяются олигохеты, мелкие двустворчатые моллюски и личинки хирономид, как и в зарослях рдеста. Общая плотность донного населения, будучи очень высокой на илистых грунтах (9081 экз./м^2 дна), на глинистых не превышает 1467 экз., в зарослях рдеста составляет около 1900 экз. (Заболоцкий, 1949).

Существенно иная картина донного населения обнаружена в Енисейской губе. Исследования в этом районе были проведены автором (Пирожников, 1941) летом 1935 г. Они показали, что донная фауна в глубинной бентали состоит преимущественно из полихет *Marenzellaria*, изопод *Mesidothea*, амфипод *Psedalibrotus* и *Pontoporeia*, мизид *Mysis*, а в субрипали — из олигохет *Peloscolex ferox* (Eis.) и *Limnodrilus newaensis* (Michlsn.) гаммарид Pallasea, ряда видов остракод, мелких моллюсков и личинок ортокладиин.

Дополнительный зоогеографический интерес донной фауне Енисейской губы придают байкальские элементы — мшанка *Hislopia placoides* Kor., гастроподы *Choanomphalus eurystomus* (Bgt.) и *Valvata aliena* West., гаммариды *Brandtia lata* (Dyb.), *Br. fasciata* (Dyb.), *Br. fasciatoides* Gur., *Micruropus wahli* (Dyb.), *Echinogammarus viridis* (Dyb.), *Ech. lividus* (Dyb.).

Были описаны биоценозы, приуроченные к основным грунтам, характерным для рипали, субрипали и глубинной бентали. Плотность донного населения в целом изменяется от 103 экз. в поясе глубин 0—5 м до 840 экз. в зоне 15—20 м, общая биомасса (без *Mesidothea*) — от 0,46 до 29,5 г/м^2 на глубине 20—25 м. Олигохеты преобладают в зоне 5—10 м, полихеты — в зоне 10—25 м, образуя биомассу до 12 г/м^2 дна.

Сороковые годы дали очень многое для изучения донной фауны Енисея. Работы велись Сибирской научной рыбохозяйственной станцией под руководством В. Н. Грезе (1957). Обработка собранного материала позволила дать очень полную характеристику литореофильного, псаммореофильного, псаммопелофильного и пелофильного биоценозов, основанную на количественных данных.

Рассмотрена биомасса бентоса каждого названного биоценоза, занимающего ту или иную площадь на основных отрезках бентали реки. Это позволило судить об общей биомассе бентоса всей реки, ее дельты и Енисейской губы.

К этому периоду относились и исследования донной фауны в нижнем и среднем течении р. Оби и южной части Обской губы (Иоффе, 1947). Они позволили характеризовать систематический состав, плотность донного населения и образуемую биомассу на разных грунтах. В районе впадения р. Питляр велись регулярные сборы бентоса, охватив период с 5.VII по 8.IX. Они показали, что плотность донного населения возрастает по мере заиления дна, достигая в начале сентября 7,5—9,5 тыс. экз/м^2 Общая биомасса увеличивается от 0,44 до 205 г/м^2, что связано с обилием мелких моллюсков.

Донное население в южной части Обской губы состоит преимущественно из олигохет, мелких двустворчатых моллюсков и личинок хирономид. В районе мыса Котельникова названные группы выпадают из состава населения, но появляются амфиподы *Pontoporeia affinis* Lindstr., что придает бентосу большое значение как кормовой базе муксуна, сига-пыжъяна, ерша и налима. Существенно, что количество названных рачков составляет на разных участках от 280 до 1405 экз./м^2, образуя биомассу от 2,38 до 6,95 г.

В европейской части страны в 40-е годы получили развитие исследования, связанные с подготовкой прогнозов гидробиологического режима водохранилищ, создание которых было предрешено постановлениями правительства. Придавалось большое значение подготовке прогнозов планктона и донного населения будущих крупных водоемов и их рыбных ресурсов. В связи с этой задачей велись исследования на Нижнем Днепре (Оливари, 1953), на Средней и Нижней Волге (Жадин, 1948, 1950).

Исследования донной фауны водохранилищ, созданных на Днепре, Волге и других крупных реках страны, велись силами Зоологического института АН СССР, Института гидробиологии АН УССР, Государственного НИИ озерного и речного рыбного хозяйства и его волжских и сибирских отделений. Был получен материал, позволивший говорить о появлении и значительном развитии лимнофильной бентофауны, состоящей преимущественно из олигохет и личинок хирономид.

Массовым компонентом донного населения днепровских и волжских водохранилищ стала *Dreissena polymorpha* (Pall.), поскольку в условиях замедленного течения и обильного бактериопланктона резко возросла выживаемость ее пелагических личинок.

Указанные годы стали периодом появления в печати обширных данных о донном населении Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского, Цимлянского и других водохранилищ (Аристовская, 1958; Белявская, 1965; Благовидова, 1968; Иоффе, 1954; Ярошенко, 1964). Нельзя не отметить большой обобщающей работы И. И. Иоффе (1961), в которой приведена и первая классификация этих водоемов по уровню развития донного населения.

Вклад, внесенный В. И. Жадиным в дело изучения донной фауны рек и водохранилищ, дал обильные „всходы", имеющие разностороннее народнохозяйственное значение.

ЛИТЕРАТУРА

Аристовская Г В. Бентос Куйбышевского водохранилища в первый год его существования — Тр. Татар. отд. ВНИОРХ, 1958, вып. 8, с. 146—177

Белявская Л. И. Донная фауна Волгоградского водохранилища в 1959—1964 гг. — Тр. Сарат. отд. ГосНИОРХ, 1965, т. 8, с. 62—76.

Благовидова Л. А. Зообентос Новосибирского водохранилища. — В кн.: Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Зап. Сибири. Новосибирск, 1968, с. 139—156.

Бенинг А. Л. К изучению придонной жизни реки Волги. — Моногр. Волж. биол. ст. Саратов, 1924, № 1, 398 с.

Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисея и их использование. — Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 41, 234 с.

Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1940, т. V, вып. 3—4, с. 519—982.

Жадин В. И. Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1948, т. 8, вып. 3, с. 413—466.

Жадин В. И. Жизнь в реках. — В кн.: Жизнь пресных вод СССР. Л., 1950, т. 3, с. 113—256.

Жадин В. И., Данильченко П. Г. Донная фауна и рыбы Учинского водохранилища.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1948, т. VII, вып. 1, с. 129—147

Заболоцкий А. А. Материалы к изучению бентоса Невской губы.— Учен. зап. ЛГУ, 1949, сер. биол., вып. 21, с. 107—141.

Иоффе Ц. И. Донная фауна Обь-Иртышского бассейна и ее рыбохозяйственное значение.— Изв. ВНИОРХ, 1947, т. XXV, вып. 1, с. 113—161.

Иоффе Ц. И. Донные кормовые ресурсы Цимлянского водохранилища в первый год его существования.— Изв. ВНИОРХ, 1954а, т. XXXIV, с. 78—114.

Иоффе Ц. И. Формирование донной фауны Рыбинского водохранилища.— Тр. пробл. и тем. совещаний ЗИН АН СССР, 1954б, вып. 2, с. 32—40.

Иоффе Ц. И. Формирование донной фауны водохранилищ СССР и опыт классификации.— Изв. ГосНИИОРХ, 1961, 50, с. 341—381.

Лапицкий И. И. Направленное формирование ихтиофауны в Цимлянском водохранилище.— В кн.: Кормовая база рыб. Волгоград, 1970, с. 46—83.

Марковский Ю. М. Донные ценозы Днепровско-Бугского лимана.— В кн.: Фауна беспозвоночных низовьев рек УССР, ч. II. Киев, 1954, 207 с.

Мирошниченко М. П. Донная фауна Цимлянского водохранилища в первые годы его существования (1952—1954).— Изв. ВНИОРХ, 1958, т. XIV, с. 75—89.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Распределение бентоса в дельте Днепра.— Зоол. журн. 1948, т. XXXVII, вып. 5, с. 421—434.

Неизвестнова-Жадина Е. С. Распределение и сезонная динамика беоценозов речного русла и методы их изучения.— Изв. АН СССР, 1937, сер. биол., № 4, 1247—1275.

Оливари Г А. Донное животное население Нижнего Днепра.— В кн.: Прогноз биол. режима Каховского водохранилища. Киев, 1953, с. 70—86.

Осадчих В. Ф. Бентос северной части Каспийского моря в условиях зарегулированного стока Волги.— Зоол. журн., 1963, т. 42, с. 184—196.

Пирожников П. Л. Основные черты донного населения Енисейской губы.— Тр. Астрахан. ин-та рыб. хоз., 1941, вып. 1, с. 135—157

Пирожников П. Л. Биопродукционный эффект подпора крупных рек и его рыбохозяйственное значение.— В кн.: Волга-1. Куйбышев, 1971, с. 193—208.

Ярошенко М. Ф. Формирование донной фауны.— В кн.: Дубоссарское водохранилище. М., 1964, с. 145—174.

P. L. Pirozhnikov

ON THE HISTORY OF STUDY OF THE BOTTON FAUNA OF LARGE RIVERS, WATER RESERVOIRS, AND ESTUARIES

The data on the history of study of the botton fauna of Volga, Oka, Dnieper, Ob, Enisei during the 1920—40-ies are reported. They are summarized in V. I. Zhadin's monograph „Fauna of the rivers and water-reservoirs" published in 1940 and having the great methodological significance for the development of similar investigations on other large rivers of the USSR.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

А. Н. Голиков

БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ СЕМ. TRICHOTROPIDAE В УМЕРЕННЫХ И ХОЛОДНЫХ ВОДАХ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ

Несмотря на то, что исследование брюхоногих моллюсков в умеренных и холодных морских водах северного полушария по современной номенклатуре ведется уже более 227 лет, не только распределение, экология и эволюция, но даже и состав фауны этой важной для познания биологии и геологии планеты систематической группы изучены еще далеко недостаточно. Об этом свидетельствует нахождение в северо-западной части Тихого океана и в Северном Ледовитом океане не известных ранее видов относительно крупных моллюсков сем. Trichotropidae.

Первый вид, позднее отнесенный к этому семейству, был описан как *Turbo bicarinatus* еще в начале прошлого столетия (Sowerby, 1825). Позднее этот вид был выделен как типовой для особого рода *Trichotropis* (Broderip, Sowerby, 1829). К этому роду был отнесен, описанный этими же авторами из Северной Атлантики *T. borealis* и из вод омывающих Японские о-ва — *T unicarinatus* (Broderip, Sowerby, 1829). Далее были обнаружены и описаны из вод омывающих южные части Гренландии — *T conica* (Möller, 1842) и Аляски — *T. cancellatus* (Hinds, 1843). Вскоре были опубликованы диагнозы *T kroyeri* (Philippi, 1848) и *T insignis* (Middendorff, 1849), пойманных в Беринговом море, а первый вид — также у берегов Шпицбергена. Накопленные данные позволили отнести род *Trichotropis* к особому сем. Trichotropidae (Gray, 1850) и в пределах рода *Trichotropis* выделить подрод *Iphinoe* (H. Adams, A. Adams, 1854), характеризующийся резким ребром на плече оборотов, не более чем 2—3 расставленными дополнительными ребрами на последнем обороте, открытым, ограниченным складкой пупком и удлиненно-овальным устьем с оттянутым сифональным выростом. К этому подроду (с типовым видом *T unicarinatus*) были отнесены обнаруженные позднее, *T coronatus* (Gould, 1861) и, с возведением подрода *Iphinae* в особый род, *I. chibai* (Habe, 1962). Дальнейшее изучение систематики рода привело к выделению подрода *Ariadna* (Fisher, 1864) с типовым видом *T borealis*, который по номенклатурным соображениям был обозначен как *Ariadnaria* и одновременно переведен в ранг рода (Habe, 1961). Род характеризуется приподнятым завитком, несколькими спиральными килями на последнем обороте,

насеченными линиями роста и щелевидным или закрытым пупком. К этому роду, кроме типового вида (включая *A. permabilis* (Dall, 1872), включенного нами в него как геновариация), относятся *A. conica* (Möller, 1842), *A. acutiminata* (Golikov, Gulbin, 1978), *A. hirsutus* (Golikov, Gulbin, 1978).

Формы, имеющие короткий завиток, округлое устье, открытый пупок и покрытый щетинками или гребенчатыми выростами периостракум, были выделены в род *Torellia* с типовым видом *Torellia vestita* (Loven in Jeffreys, 1867). Из умеренных вод северного полушария к этому роду относятся *T fimbriata* (Verrill, Smith, 1882), *T vallonia* (Dall, 1919), *T acuta* (Golikov, Gulbin, 1978) и *T pacifica* (Okutani, 1980; субтропики у Японии).

Параллельно продолжалось изучение систематики рода *Trichotropis*, что позволило формы с овальной раковиной и коротким завитком, удлиненно-овальным устьем, с открытым пупком, со слоистым периостракумом и развитой спиральной скульптурой выделить в подрод *Iphinopsis* (Dall, 1924) с типовым видом *T kelseyi* (Dall, 1908). Этот подрод отнесен нами к роду *Iphinoe*. К подроду, кроме типового вида, отнесены *I. kroyeri* (Philippi, 1849), *I. solida* (Aurivillius, 1885), *I. choshiensis* (Habe, 1958).

Позже был описан род *Turritropis* с типовым видом *T turrita* (Habe, 1961), распространенный у о. Сикоку, а все подроды возведены в ранг самостоятельных родов (Habe, 1962). Род *Turritropis* отличается стройной раковиной с приподнятым завитком и спиральными ребрами на дефинитивных оборотах, пересекаемыми осевыми складочками. Периостракум развит слабо или присутствует главным образом на последних оборотах, с выростами. Устье с утолщенным, изогнутым колюмеллярным краем, неправильно-треугольное, с закрытым или щелевидным пупком. К этому роду, кроме типового вида, отнесены *T cednulli* (A. Adams, 1860), *T cancellata* (Hinds, 1843), *T flavida* (Hinds, 1843), *T amakusaensis* (Habe, 1962), *T insignis* (Middendorff, 1849).

Роды *Trichamathina* (Habe, 1962) с типовым видом *Trichamathina nobilis* (A. Adams, 1867) и *Amathina* с типовым видом *A. tricarinata* (Linne, 1767), имеющие уховидно-колпачковидную раковину, мы выделяем из сем. Trichotropidae и предварительно относим к сем. Cupulidae.

Представители сем. Trichotropidae отличаются сильной внутригрупповой изменчивостью, что существенно затрудняет их межродовую и внутриродовую дифференциацию. Высота раковины в пределах семейства варьирует от 45 мм (у *Trichotropis bicarinata*) до 10 мм (у *Ciliatotropis ciliata*), составляя в среднем около 20 мм. Наиболее важными отличительными признаками семейства и внутрисемейственных подразделений являются степень развития и вооружения периостракума и форма устья. Периостракум может быть кожистым или развитым слабо, образующим отдельные лопастевидные выступы (у родов *Trichotropis*, *Ariadnaria*, *Turritropis*), или волокнистым со сплошными гребешками выростов (у рода *Iphinoe*). У рода *Torellia* периостракум наиболее хорошо развит, плотный, вооруженный или

щетинками или гребешками. По характеру вооружения периостракума в пределах сем. Trichotropidae может быть выделен род *Ciliatotropis* Golikov gen. nov., отличающийся от номинотипического рода и родов *Ariadnaria* и *Turritopsis* отсутствием лопастевидных выростов периостракума и наличием на нем многочисленных волосовидных щетинок. Устье неправильно-треугольное (а не округлое, как у рода *Torellia*). Внутренняя губа устья у нового рода всегда скошена у сифонального выступа и полностью закрывает пупок. Типовой вид рода *Ciliatotropis striata* Golokov sp. n.

Степень приподнятости завитка сильно варьирует, но, как правило, у рода *Torellia* он менее высок, чем у родов *Trichotropis*, *Ariadnaria*, *Turritropis*, *Ciliatotropis* и *Iphinoe*. Единственным критерием для выделения рода *Ariadnaria* является относительно стройная раковина с более приподнятым завитком и большим числом спиральных ребер, чем у номинатипического рода. У подрода *Iphinopsis* более низкий завиток, менее выступающие гребешки периостракума и больше спиральных ребер, чем у номинатипического подрода рода *Iphinoe*. Осевая скульптура сравнительно развита в виде осевых складочек лишь у представителей рода *Turritropis*. Степень развития спиральной структуры сильно варьирует, но у представителей рода *Torellia* она менее выступает, чем у видов других родов семейства. Устье неправильно-треугольное или широко овальное у родов *Trichotropis*, *Turritropis*, *Ariadnaria* и *Ciliatotropis*, удлиненно-овальное с оттянутым сифональным выростом у рода *Iphinoe* и почти округлое у рода *Torellia*. У рода *Trichotropis*, представленного единственным видом *T bicarinata*, и рода *Ciliatotropis* пупок всегда закрыт; у рода *Ariadnaria* пупок даже в пределах одного вида *A. borealis* (включая сведенного нами в синоним этому виду *A. permabilis*) пупок может быть и открытым, щелевидным и закрытым; у родов *Iphinoe* и *Torellia* пупок всегда широко открыт.

Характер радулярного аппарата не специфичен не только для видов, но и для родов семейства. У всех видов губы рта образуют хобот; глотка вворачивающаяся; радулярная лента короткая. Как видно из рис. 1—6, форма центрального, латерального и маргинальных зубов варьирует в пределах видов родов семейства незакономерно То же самое касается и формы, относительной длины и вооружения зубца на центральном зубе; у разных особей *Ariadnaria borealis* зубец на центральном зубе может быть гладким или нести мелкие зубчики.

Представители семейства являются протерандрическими гермафродитами, переходящими иногда, вероятно, к полному гермафродитизму. Во всяком случае у всех просмотренных взрослых особей (сотни) присутствовал снабженный желобком в большей или меньшей степени развитый пенис. В процессе размножения моллюски откладывают на камни и гравий линзовидные яйцевые капсулы. У изученных в этом отношении представителей семейства в холодных и умеренных водах северного полушария развитие прямое (без пелагической стадии).

Ревизия коллекций по сем. Trichotropidae в хранилищах Зоологического института и анализ недавних сборов представителей се-

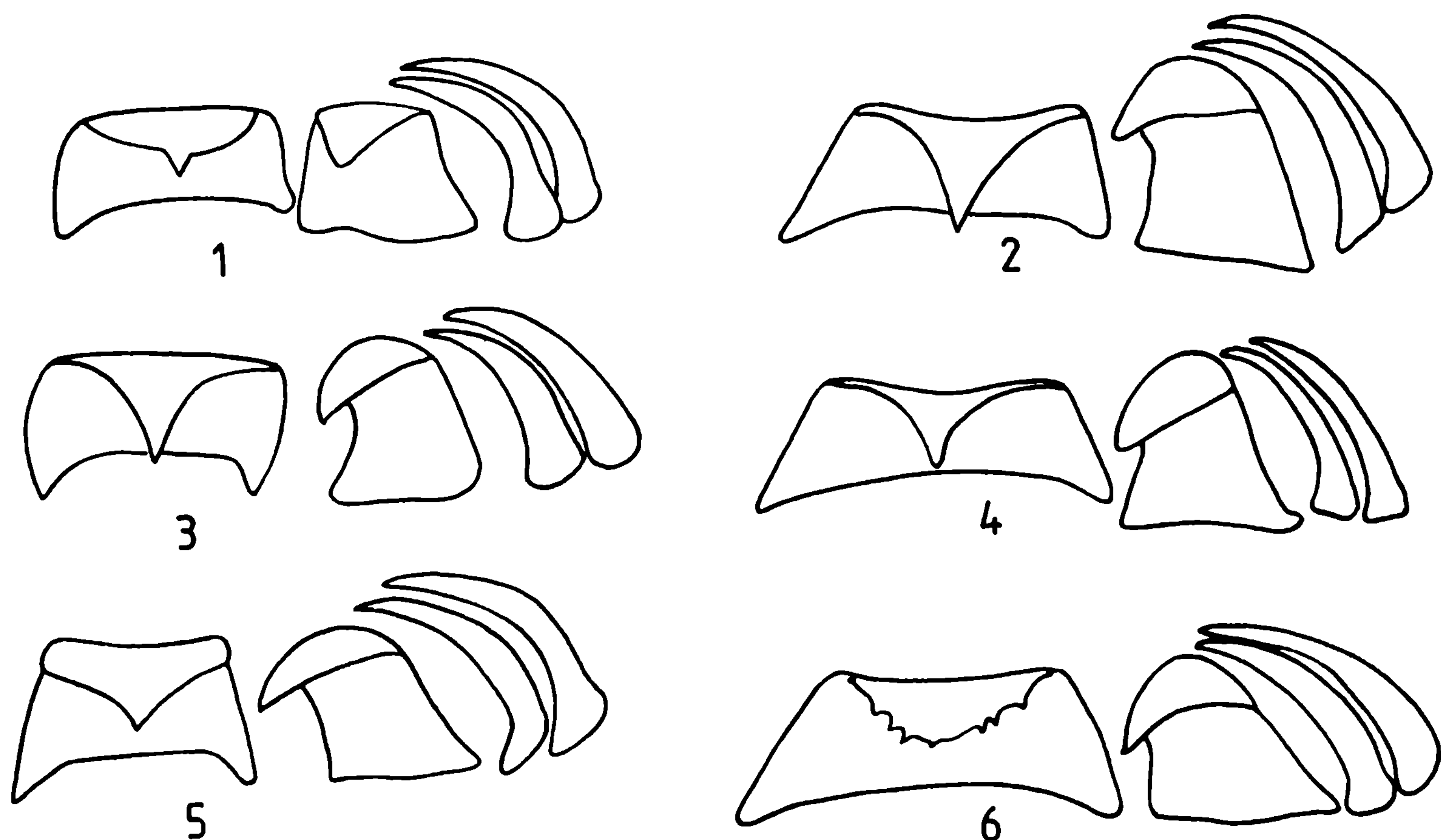


Рис. 1—6. Строение зубов радулы у *Ciliatotropis japonica* (1), *C. striata* (2), *Ariadnaria densecostata* (3), *Iphinoe triseriata* (4), *Trichotropis bicarinata* (5) и *I. coronata* (6).

мейства привели к выделению не известных ранее из литературы видов, описания которых приводятся ниже.

Ciliatotropis japonica sp. n. (рис. 1, 7)

Раковина с 6 выпуклыми, отлого-угловатыми в верхней части оборотами, разделенными тонким слегка вдавленным швом. Зародышевая раковина приподнятая, выпуклая, гладкая, из 2 оборотов. Последний оборот с угловатой периферией и слабо выпуклым основанием, занимает 0,7 высоты раковины. Перистракум у голотипа тонкий, почти стертый с поверхности раковины. У молодых экземпляров паратипов он коричневатый, несет на себе короткие волосовидные щетинки.

Раковина имеет светло-бежевый цвет. Осевая скульптура представлена слегка приподнятыми, часто расположенными линиями роста, образующими тонкие валики на спиральных ребрах. Спиральная скульптура состоит из неравных по ширине и степени выступания ребер. На периферии последнего оборота имеется 3 выступающих ребра, между которыми расположены по 2 более узких и уплощенных ребрышка. На верхних оборотах расположено по 2 выступающих ребра. На верхней части оборотов имеется до 5 более уплощенных ребрышек, также неодинаковых по своей ширине. На основании раковины имеется 12, заходящих на сифональный вырост, постепенно усиливающихся к ограничивающему устье сверху ребру ребрышек. Устье широкое, неправильно-овальное, резко суживающееся в короткий, изогнутый сифональный вырост. Наружная губа устья широко-закругленная, волнистая в соответствии со спиральной скульптурой. Внутренняя губа устья утолщена, сильно изогнутая у сифонального канала, с гладким белым каллусом. Пупок полностью закрыт отворотом внутренней губы.

Голотип имеет высоту раковины 13,6 мм, диаметр — 9 мм, высоту последнего оборота — 9,5 мм, высоту устья — 6,5 мм, ширину устья — 4,7 мм, длину сифонального выроста — 2 мм и ширину сифонального канала — 1 мм. Наиболее крупный экземпляр, обнаруженный в зал. Владимира в Японском море на глубине 80 м имеет высоту раковины 18 мм.

Центральный зуб радулы удлиненно-трапециевидной формы с единственным зубцом, образующим оттянутый кончик, не доходящим до основания зуба. Латеральные зубы с умеренно-короткой треугольной режущей пластинкой без зубчиков и широким основанием. Маргинальные зубы серповидно изогнуты.

Крышечка неправильно-овальная. Глаза расположены непосредственно на щупальцах, отступя от их основания. Пенис цилиндрический.

Изменчивость. У паратипов спиральные ребра могут быть более расставленными, чем у голотипа, но общее их число и характер расположения варьируют незначительно.

Сравнительные замечания Вид наиболее сходен с *Ariadnaria conica* Möller, но отличается от последнего менее высоким завитком, удлиненным основанием раковины, менее резким ребром ограничивающим устье, меньшим числом ребрышек на основании раковины и между выступающими ребрами и периостракумом со щетинками.

Распространение Голотип обнаружен в южной части Татарского пролива, на глубине 73 м, на галечном грунте (сбор П. В. Ушакова, 30 VII 1930 г.).

Тихоокеанский азиатский низкобореальный вид. Обнаружен в северо-западной и западной частях Японского моря, в юго-западной части Охотского моря до мыса Терпения и у о. Итуруп.

Экология. Обитает на глубинах от 25 м (в проливе Екатерины) до 144 м (у юго-восточных берегов о. Сахалин), на галечных, песчаных и илисто-песчаных грунтах, при температурах в моменты наблюдений от —1,3 до +1,5° и при соленостях 33—33,5‰.

Голотип хранится в коллекциях морских брюхоногих моллюсков Зоологического института под № 6/44146.

Просмотрено 16 проб (28 экз.).

Ciliatotropis striata sp. n. (рис. 2, 8)

Раковина с 6 выпуклыми, закругленными оборотами, разделенными глубоким, несколько прижатым швом. Зародышевая раковина с 2 приподнятыми, гладкими, умеренно-выпуклыми оборотами. Последний оборот с закругленной периферией и выпуклым основанием, занимает 0,77 высоты раковины. Периостракум у голотипа хорошо выражен, светло-бурого цвета, тонкий, но плотный, покрыт частыми рядами волосковидных, коротких щетинок; у некоторых экземпляров периостракум оказывается почти стертым с поверхности раковины. Окраска раковины под периостракумом бледно-песочного цвета.

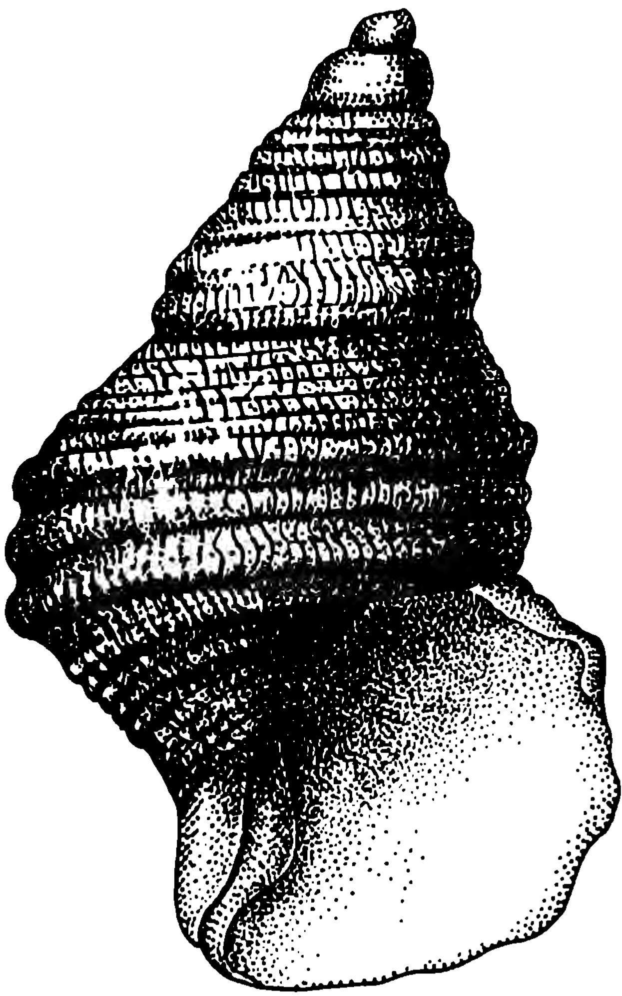


Рис. 7 *Ciliatotropis japonica* (внешний вид раковины).

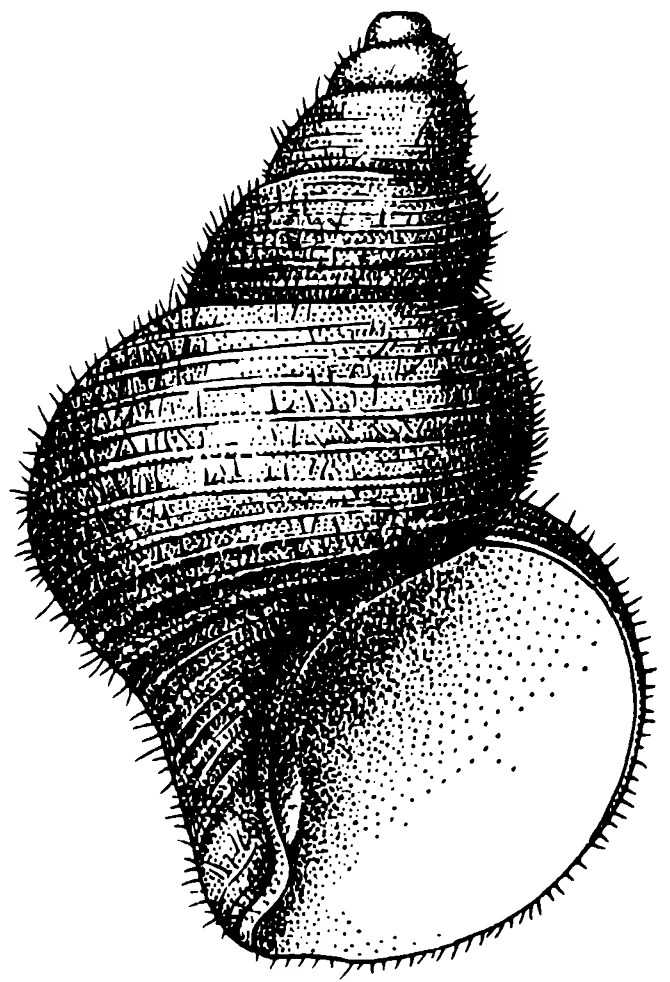


Рис. 8. *Ciliatotropis striata* (внешний вид раковины).

Осевая скульптура представлена приподнятыми, часто расположенными, скошенными по направлению к устью, образующими валики на спиральных ребрах линиями роста. Спиральная скульптура состоит из неодинаковых по ширине и степени выступания ребер. Между выпуклыми ребрами расположены по 1—2 более уплощенных и узких ребрышка. На верхней части и периферии последнего оборота расположено 10 выпуклых ребер. На верхних оборотах имеется 10—8 таких ребер, а на основании раковины расположено 12 менее выпуклых и заходящих на сифональный вырост ребрышек.

Устье широкое, неправильно-овальной формы, резко суживающееся в короткий, изогнутый сифональный канал. Край устья сверху сомкнут. Наружная губа устья широко закруглена. Внутренняя губа устья с гладким каллусом, сильно изогнута у сифонального канала. Пупок полностью закрыт отворотом внутренней губы.

Голотип имеет высоту раковины 16,7 мм, диаметр — 11,2 мм, высоту последнего оборота — 13 мм, высоту устья — 9 мм, ширину устья — 6,2 мм, длину сифонального выроста — 3 мм и ширину сифонального канала — 1,5 мм.

Наиболее крупный экземпляр, обнаруженный в Сахалинском заливе Охотского моря на глубине 52 м, на галечно-песчаном грунте имеет высоту раковины 27 мм.

Центральный зуб радулы широкий с зубцом, простирающимся за основание зуба. Латеральный зуб с выступающей треугольной режущей пластинкой. Маргинальные зубы серповидные.

Крышечка удлиненно-овальная. Глаза расположены на щупальцах у их основания. Пенис в виде изогнутой папиллы.

Изменчивость Варьирует степень расставленности спиральных ребер, хотя их общее число изменяется мало.

Сравнительные замечания Закругленные обороты и многочисленные расставленные спиральные ребра с косо расположенными линиями роста хорошо отличают рассматриваемый вид от других видов рода. Некоторое сходство новый вид имеет лишь с *Ciliatotropis ciliata*, особи которого, однако, гораздо мельче, с более длинными щетинками на периостракуме и только с 3 расставленными выступающими ребрами на оборотах завитка.

Распространение Голотип обнаружен в зал. Мордвинова Охотского моря на глубине 90 м на илистом грунте (сбор З. И. Кобяковой 2 IX 1947 г.).

Тихоокеанский охотоморский высокобореальный вид. Встречен во всех частях Охотского моря (исключая зал. Анива).

Экология Обитает на глубинах от 36 до 210 м, на каменистых, галечных, песчаных и илистых грунтах, при температурах в моменты наблюдений от — 0,5 до +1,3° С и при соленостях 33—34‰.

Голотип хранится в коллекциях морских брюхоногих моллюсков Зоологического института под № 1/33506.

Просмотрено 14 проб (30 экз.).

Ariadnaria densecostata sp. n. (рис. 3, 9)

Раковина с 4,5 выпуклыми, отлого-угловатыми в вехней части оборотами, разделенными отчетливо вдавленным швом. Зародышевая раковина состоит из 1,5 выпуклых, закругленных, гладких оборотов. Последний оборот с выпуклыми периферией и основанием занимает 0,84 высоты раковины. Периостракум тонкий, шелушащийся, местами образует небольшие бахромчатые выросты буланого цвета. Верхний слой раковины под периостракумом имеет зеленовато-серый цвет. Осевая скульптура представлена приподнимающимися на спиральных ребрах, часто расположенными линиями роста. Спиральная скульптура состоит из широких слегка выпуклых ребер, разделенными глубокими желобками, в 3—5 раз более узкими, чем ширина ребер. Под периостракумом ребра выглядят сомкнутыми. Общее число спиральных ребер на последнем обороте достигает 20, а на предпоследнем обороте 6. На верхней части обротов ребра существенно менее выпуклы, чем на периферии и основании оборотов. Устье широкое, неправильно-овальное, с широко закругленной, выступающей наружной губой и слабо вогнутой с несильно развитым каллусом внутренней губой. У голотипа между отворотом внутренней губы и складкой, прилежащей к устью части основания раковины, заметен щелевидный пупок.

Голотип имеет высоту раковины 16.8 мм, диаметр — 12 мм, высоту последнего оборота — 14,2 мм, высоту устья — 11 мм, ширину устья — 7,5 мм, длину сифонального выроста — 3,5 мм и ширину сифонального канала — 2 мм.

Наибольший экземпляр, обнаруженный в Беринговом море, имеет высоту раковины 20 мм.

Радула с удлиненно-трапециевидным центральным зубом, снабженным зубцом, достигающим основания зуба. Латеральные

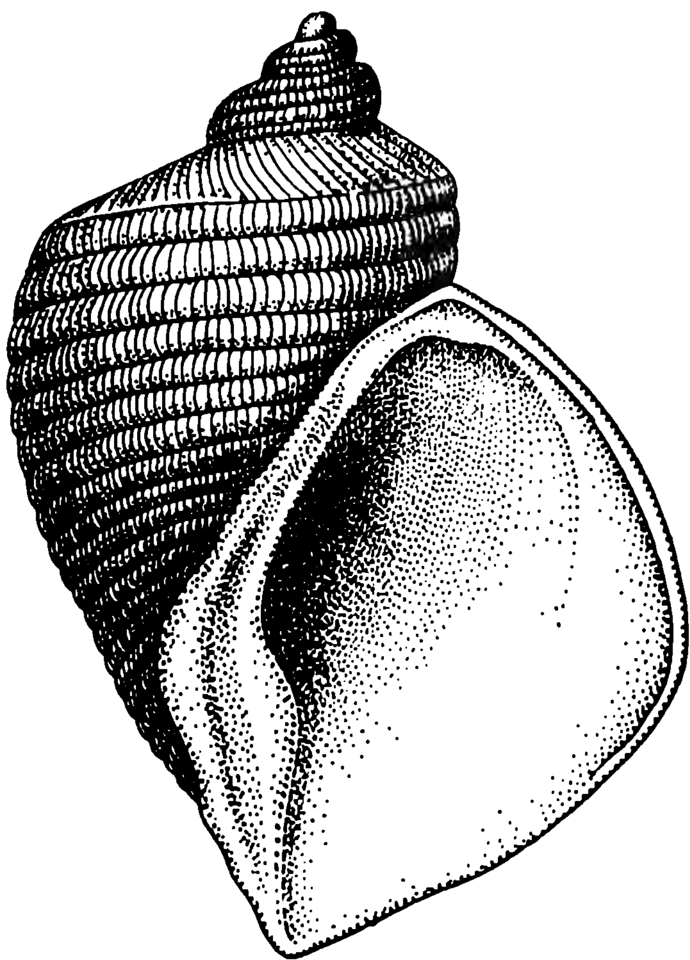


Рис. 9. *Ariadnaria densecostata* (внешний вид раковины).

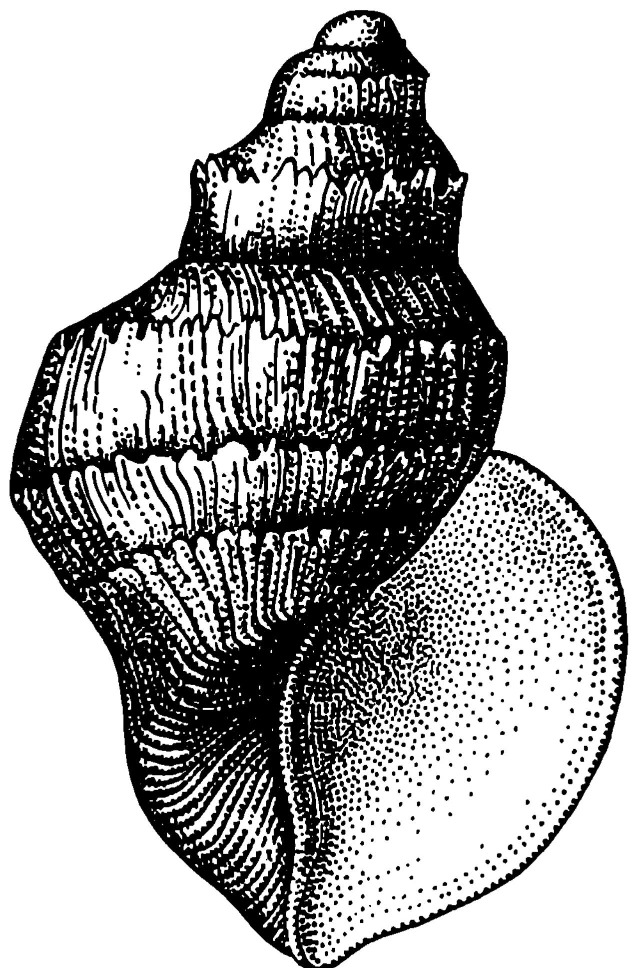


Рис. 10. *Iphinoe* (*Iphinoe*) *triseriata* (внешний вид раковины).

зубы с клиновидной, заостренной, небольшой режущей пластинкой. Маргинальные зубы серповидно-изогнутой формы, обычной для семейства. Крышечка овальная. Щупальца широко-конические с глазами у основания. Пенис в виде удлиненно-конической папиллы.

Изменчивость. Окраска периостракума варьирует от желтоватой до светло-бурой. Число спиральных ребер на последнем обороте может сокращаться до 12—15. Несколько варьирует степень изогнутости внутренней губы.

Сравнительные замечания Вид наиболее сходен с *Ariadnaria borealis*, но отличается от последнего менее развитым периостракумом и большим числом широких, сближенных ребер.

Распространение Голотип обнаружен в северной части Берингова моря на глубине 47 м, на илистом песке с галькой и ракушей (сбор Иванова и Макарова, 13.8.32).

Тихоокеанский высокобореально-арктический вид. Обнаружен в Беринговом море и в южной части Чукотского моря на глубинах 40—50 м.

Голотип хранится в коллекциях морских брюхоногих моллюсков под № 1/44142.

Просмотрено 3 пробы (4 экз.).

Iphinoe (*Iphinoe*) *triseriata* sp. n. (рис. 4, 10)

Раковина с 5 выпуклыми, отлого-угловатыми в верхней части оборотами, разделенными тонким, слегка вдавленным швом. Зародышевая раковина гладкая, с 2 умеренно-выпуклыми оборотами. Последний оборот с выпуклыми периферией и основанием, занимает 0,72 высоты раковины. Периостракум серо-желтого цвета, плотный, волокнистый, образует на косо идущих линиях роста низкие, густо

расположенные бахромки, приподнимающиеся на спиральных ребрах в завернутые вверх небольшие почти треугольные лопасти. Раковина под периостракумом имеет пепельно-серый цвет. Осевая скульптура представлена частыми, косо идущими, слегка приподнятыми линиями роста. Спиральная скульптура состоит из широко расставленных низких ребер, число которых на последнем обороте составляет 3, на предпоследнем — 2 (нижнее непосредственно у шва), а на третьем обороте — 1 (плечевое). Расстояния между ребрами в 6—8 раз превышают ширину ребер. Устье неширокое, удлиненно-овальное, оттянутое и суженное в сифональный вырост. Наружная губа устья тонкая, закругленная. Внутренняя губа устья слабо вогнутая, почти не отвернутая, с очень тонким каллусом. Пупок широкий, зияет, ограничен снаружи складкой прилежащей части основания раковины.

Голотип имеет высоту раковины 11.8 мм, диаметр — 6,7 мм, высоту последнего оборота — 8,5 мм, высоту устья — 5,5 мм, длину сифонального выроста 2,2 мм и ширину сифонального канала — 0,7 мм.

Наиболее крупный экземпляр, обнаруженный в Татарском проливе, имеет высоту раковины 18 мм.

Центральный зуб радулы вогнутый сверху, с клиновидным центральным зубцом, достигающим основания зуба. Латеральные зубы с выдающимся, удлиненно-коническим режущим краем. Маргинальные зубы серповидно изогнуты.

Крышечка удлиненно-овальная. Глаза расположены у основания клиновидных щупалец. Пенис в виде суживающейся у конца папиллы.

Изменчивость У молодых экземпляров периостракум светло-желтый, а на предпоследнем обороте представлено лишь 1 плечевое ребро.

Сравнительные замечания Вид наиболее близок к *Iphinoe coronata*, от которого отличается большей крутизной верхней части оборотов, значительно менее развитыми выростами периостракума на плечевом ребре и более выраженными ребрами у устья и на верхней части основания раковины.

Распространение Голотип обнаружен в четвертом Курильском проливе на глубине 200 м, на заиленной гальке (сбор В. Я. Лус, 27 V 1954 г.).

Тихоокеанский азиатский бореальный вид. Обнаружен в Татарском проливе Японского моря и в северной части Охотского моря на глубинах от 200 до 280 м, при температуре в момент наблюдения +1,3° и солености 34‰.

Голотип хранится в коллекциях морских брюхоногих моллюсков ЗИН под № 1/44147

Просмотрено 4 пробы (4 экз.).

Представляется полезным для сравнения морфологических признаков различных родов, подродов и видов, обитающих в умеренных и холодных водах Северного полушария, привести определительную таблицу с указанием сведений по распространению и экологии отдельных видов.

Таблица для определения родов и видов сем. Trichotropidae в умеренных и холодных водах северного полушария

1(30). Раковина с выступающими спиральными ребрами. Устье неправильно-треугольной, широкоовальной или удлиненно-овальной формы.

2(23). Устье неправильно-треугольной или широко-овальной формы. Сифональный вырост не оттянут в треугольный выступ. Периостракум кожистый или пленчатый, не образующий сплошной бахромки на спиральных ребрах. Пупок закрыт или щелевидный.

3(18). Периостракум образует расставленные, иногда пучковидные и раздваивающиеся клиновидные лопасти или развит слабо.

4(5). Спиральная скульптура представлена на последнем обороте только 2 расставленными ребрами. Лопасти периостракума сильно выступают и имеются лишь на спиральных ребрах и валике, ограничивающем нижнюю часть париетального края устья *Trichotropis bicarinata* (Sowerby, 1825). Тихоокеанский высокобореально-арктический вид, расселяющийся от южных Курильских о-вов, о-ва Хоккайдо и Британской Колумбии до южной части Чукотского моря (включительно) в Тихом океана и в притихоокеанском секторе Северного Ледовитого океана и от Ньюфаундленда до моря Баффина, Гренландии и Шпицбергена в атлантическом секторе Арктики. Обитает на глубинах от уреза воды в отлив (в Охотском море) до 125 м (у восточной Камчатки) и 500 м (у западной Гренландии), на каменистых и илисто-песчаных с камнями и галькой грунтах, при температурах от постоянных отрицательных до +12° (летом в Охотском море и у Курильских о-вов) и при солености 32—35‰.

5(4). Спиральная скульптура на последнем обороте представлена более чем 3 выдающимися ребрами. Лопасти на периостракуме развиты слабо или образуют более чем 3 ряда на последнем обороте.

6(9). На оборотах завитка имеются расставленные осевые складочки, придающие спиральным ребрам волнистый вид. Периостракум развит слабо и (или) образует выступы только на последнем обороте *Turritropis* (Habe, 1961).

7(8). Завиток приподнят так, что последний оборот занимает не более 0,7 высоты раковины. Периостракум хотя бы на нижней части последнего оборота образует выступы. На последнем обороте имеется около 10 спиральных ребер . .

T cancellata (Hinds, 1843). Тихоокеанский высокобореальный вид, обитающий в Охотском и Беринговом морях и у берегов Америки до Ванкувера на юге, на глубинах 55—80 м, на заиленном гравии, при температурах от отрицательных — +2° (в Охотском море) до +8° — +10° (у Ванкувера) и соленостях 33—33,5‰.

8(7). Завиток низкий; последний оборот занимает более 0,8 высоты раковины. Периостракум развит слабо. На последнем обороте

имеется около 20 спиральных ребер .
. *T insignis* (Middendorff, 1849).
Тихоокеанский азиатский широко распространенный бореальный вид, обитающий в северной части Японского моря, Охотском и Беринговом морях, у Курильских о-вов и Камчатки, на глубинах от литорали (у Курильских о-вов) до 100 м (в Татарском проливе), на каменистых, песчаных и ракушечных грунтах, при температурах от отрицательных — +3° (зимой) до +8° — 15° (летом) и при соленостях 32,5—33,5‰.

9(6). Осевых складочек на оборотах завитка нет; спиральные ребра прямые. Периостракум образует выступы на всех оборотах завитка или сглажен *Ariadnaria* (Habe, 1961).

10(13). Завиток сильно приподнят так, что последний оборот занимает не более 0,7—0,75 высоты раковины. Периостракум сглажен и лишь местами образует одиночные выступы.

11(12). На последнем обороте расположено 8 спиральных ребер, из которых ребро над устьем, отделяющее уплощенное основание раковины, резко выдается по ширине и степени выступания. Обороты завитка закругленные . . .
A. conica (Möller, 1842).
Приатлантический арктический вид. Распространен у восточных берегов Канады, Гренландии, Ян-Майена, Шпицбергена, в Баренцевом, Карском морях и в море Лаптевых, на глубинах от 20 м (у восточной Гренландии) до 550 (к северу от Шпицбергена), на каменистых, песчаных и глинисто-илистых с галькой грунтах, при температурах от отрицательных до +3° и соленостях 32—35‰.

12(11). На последнем обороте расположено 14 спиральных ребер, из которых 3 расположенных под устьем более развиты, чем остальные. Основание раковины умеренно-выпуклое, оттянутое. Обороты завитка усеченно-конусовидные .
A. acutiminata (Golikov et Gulbin, 1978).
Тихоокеанский курильский низкобореальный вид. Обнаружен у о-вов Кунашир и Итуруп на глубинах 20—40 м, на валунах, при температуре +1° — +14° и солености около 33,2‰.

13(10). Завиток низкий; последний оборот занимает более 0,8 высоты раковины. Периостракум образует выступы на всех дефинитивных оборотах завитка или почти гладкий.

14(15). Спиральные ребра примерно одинаковые по ширине и степени выпуклости, разделены узкими желобками, которые в несколько раз тоньше ребер. На последнем обороте около 20 таких ребер, а на верхних — до 6. Периостракум не образует выростов, почти гладкий *A. densecostata* (Golikov, sp. n.).

15(14) Спиральные ребра не равны по ширине и степени выпуклости, разделены промежутками, равными им по ширине или более широкими. На последнем обороте не более 14, а на верхних — 2—3 выступающих спиральных ребер. Периостракум образует выросты.

16(17) На последнем обороте расположены 8—10 спиральных ребер, 6 из которых выделяются по размерам. Выросты периостракума

длинные, могут составлять более половины высоты устья . . *A. hirsutus* (Golikov et Gulbin, 1978). Тихоокеанский азиатский высокобореальный вид. Обитает в Охотском море и у средних и северных Курильских о-вов, на глубинах от 20 м (у средних Курильских о-вов) до 285 м (у северных Курильских о-вов), при температурах +1° — +4° и при солености около 33,5‰.

17(16). На последнем обороте расположено около 14 спиральных ребер, из которых 4 выделяются по ширине и степени выступания. Выросты периостракума образуют на ребрах лопасти, длина которых составляет менее 0,25 высоты устья . . *A. borealis* (Broderip et Sowerby, 1829). Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Распространяется на юг до залива Петра Великого в Японском море и Британской Колумбии в Тихом океане и до Новой Англии и Британских о-вов в Северной Атлантике. Обитает на глубинах от уреза воды в отлив (в Баренцевом море) до 360 м (в северной части Карского моря) и 944 м (у Гебридских о-вов), на каменистых, песчаных и гравийно-галечных, иногда заиленных, грунтах, при температурах от отрицательных — +4° (зимой) до +6° — +15° (летом) и при соленостях 23,5—35‰.

18(3). Периостракум образует многочисленные волосовидные одиночные щетинки *Ciliatotropis* Golikov, gen. nov.

19(22). Спиральные ребра на периферии последнего оборота над устьем выделяются по ширине и степени выступания от ребер основания раковины и верхней части оборота. На последнем обороте имеется 12—16 выступающих спиральных ребер, а на верхних оборотах 2—4 таких ребра.

20(21). Раковина крепкая, толстостенная. На последнем обороте расположено 16 выступающих спиральных ребер, из которых 5 выделяются по размерам. Периостракум развит умеренно или слабо, с разрозненными короткими одиночными щетинками *C. japonica* Golikov, sp. n.

21(20). Раковина хрупкая, тонкостенная. На последнем обороте расположено 12 спиральных ребер, из которых 3 выделяются по размерам. Периостракум развит хорошо, со сплошными рядами умеренно длинных щетинок . *C. ciliata* (Golikov et Gulbin, 1978). Тихоокеанский азиатский прикурильский бореальный вид. Обнаружен у Курильских о-вов на глубинах от 145 м (у о. Кунашир) до 660 м (к северо-востоку от о. Итуруп) на песчаных и галечных грунтах, при температурах +2° — +3° и солености около 33,5‰.

22(19). Спиральные ребра хорошо и почти равномерно развиты на периферии, основании и верхней части оборотов. На последнем обороте имеется 20—22 выступающих ребер, а на верхних оборотах 8—10 таких ребер .*C. striata* Golikov, sp. n.

23(2). Устье удлиненно-овальной формы, с оттянутым в виде треу-

гольного выступа сифональным выростом. Периостракум слоистый, образующий сплошные бахромки на спиральных ребрах. Пупок широко открыт . . . *Iphinoe* H. Adams et A. Adams, 1854

24(27). На верхних оборотах завитка имеется по 1 спиральному ребру, а на последнем обороте их число не превышает 3.

25(26). На последнем обороте периостракум образует сплошную бахрому выростов на одном плечевом спиральном ребре. Длина выростов периостракума составляет около трети высоты устья *I.* (*Iphinoe*) *coronata* (Gould, 1861). Тихоокеанский азиатский бореально-арктический вид. Обитает в Восточно-Сибирском, Чукотском, Беринговом, Охотском морях, в Татарском проливе Японского моря и прилежащих водах Тихого океана, на глубинах от 7 м (в Восточно-Сибирском море) до 280 м (в Беринговом море), на илистых и песчано-илистых с галькой грунтах, при температурах от отрицательных до +3° и при соленостях 32,5—33,5‰.

26(25) На последнем обороте периостракум образует сплошную бахрому выростов на 3 спиральных ребрах. Длина выростов периостракума составляет менее 0,1 высоты устья . *I.* (*Iphinoe*) *triseriata* Golikov, sp. n.

27(24). На верхних оборотах завитка имеется по 2 или больше спиральных ребер, а на последнем обороте их не менее 6 . *I.* (*Iphinopsis*) Dall, 1924

28(29). На верхних оборотах имеется 2, а на последнем обороте 6—7 спиральных ребер, разделенных промежутками более широкими, чем ребра . . . . *I.* (*Iphinopsis*) *kroyeri* (Philippi, 1849). Тихоокеанский высокобореально-арктический вид. Обитает в Баренцевом, Беринговом, Охотском и сибирских морях, на глубинах от 22 м (в восточной части Баренцева моря) до 110 м (в Охотском море), на песчано-илистых и илистых с галькой грунтах, при температурах от отрицательных до +4° и при соленостях 33—34,5‰.

29(28). На верхних оборотах имеется 4—5, а на последнем обороте 12—13 спиральных ребер, разделенных промежутками менее широкими, чем ребра . . . . *I.* (*Iphinopsis*) *solida* (Aurivillius, 1885). Тихоокеанский высокобореально-арктический вид. Обитает в восточной части Баренцева моря, в сибирских морях, у берегов восточной Камчатки и северных Курильских о-вов, на глубинах от 24 м (в восточной части Баренцева моря) до 150 м (у северных Курильских о-вов), при температурах от отрицательных до +4° и при соленостях 33—34,5‰.

30(1). Выступающих спиральных ребер на раковине нет. Устье округлое *Torellia* Loven in Jeffreys, 1867

31(36). Периостракум образует волосовидные щетинки и не образует осевых или спиральных гребней. Число оборотов у взрослых особей больше 4.

32(33). Завиток из 6 оборотов, приподнят так, что последний оборот занимает около 0,78 высоты раковины. Шов слегка прижатый *T acuta* Golikov et Gulbin, 1978. Тихоокеанский азиатский курильский бореальный вид. Обитает у южных и средних Курильских о-вов, на глубинах от 40 (у о. Уруп) до 130 м (у о. Шикотан), на каменистых и скалистых грунтах, при температурах +1 — +3° и при солености около 33,5‰.

33(32). Завиток из 4,5—5 оборотов; частично погруженный; последний оборот занимает около 0,9 высоты раковины. Шов вдавленный, канальчатый.

34(35). На последнем обороте имеется около 50 спиральных ребрышек. Периостракум образует короткие щетинки, которые на верхней части последнего оборота не выступают за пределы оборота *T vestita* Loven in Jeffreys, 1867. Атлантический высокобореально-арктический вид. Обитает у берегов Новой Англии, в Норвежском и Гренландском морях и к северу от Шпицбергена, на глубинах от 217 до 450 м, на заиленных с галькой грунтах, при температурах от отрицательных до +3° и соленостях 34,5—35‰.

35(34). На последнем обороте имеется 10 спиральных ребрышек. Периостракум образует ряды длинных щетинок, которые на верхней части последнего оборота выступают на уровень предпоследнего оборота *T fimbriata* Verrill et Smith, 1882. Атлантический американский высокобореальный вид. Обитает у берегов Новой Англии, на глубинах 250—500 м, на заиленных грунтах при температурах +2° — +4° и солености около 35‰.

36(31). Периостракум образует осевые или спиральные гребни; щетинок нет. Число оборотов у взрослых особей меньше 4.

37(38). Завиток выступает, с 4 оборотами. Периостракум образует осевые гребни *T vallonia* Dall, 1919. Тихоокеанский американский высокобореальный вид. Обитает у Алеутских о-вов и у Аляски, на глубинах около 25 м, при температуре +2° — +5° и солености 33,5‰.

38(37). Завиток погруженный, с 3,5 оборотами. Периостракум образует расставленные спиральные гребни . . *T pacifica* Okutani, 1980. Тихоокеанский азиатский субтропический вид. Обитает к югу от о. Хонсю на глубинах 1350—1500 м, на заиленных грунтах, при температуре 3—4° и солености 34,5‰.

На основании изложенного и литературной информации представляется важным кратко рассмотреть общие закономерности распределения и наметить пути эволюции представителей семейства. В умеренных и холодных водах северного полушария обнаружено 19 видов семейства, относящихся к 6 подразделениям, которые можно рассматривать в ранге родов: *Trichotropis*, *Ariadnaria*, *Turritropis*, *Ciliatotropis*, *Iphinoe* (с подродом *Iphinopsis*) и *Torellia*. В мировой фауне семейства насчитывается как минимум 12 родов (дополнительно к перечисленным родам *Separatista*, *Cerithioderma*,

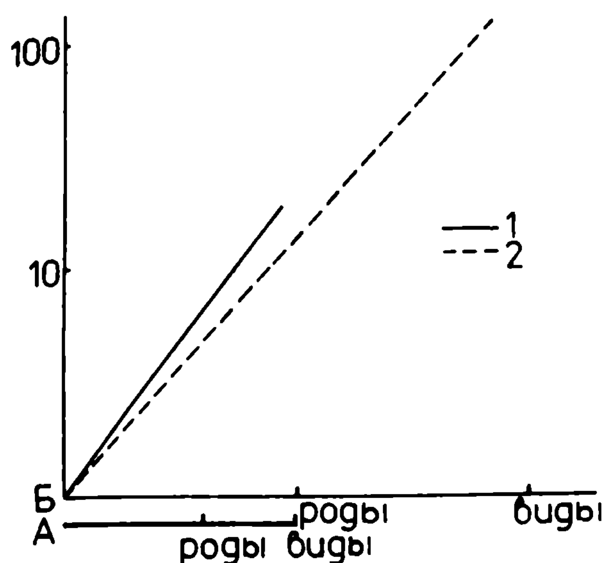


Рис. 11. Дивергенция сем. Trichotropidae в умеренных и холодных водах северного полушария (*1*) и в Мировом океане (*2*).

По оси ординат число членов в таксонах (в лог масштабе); *по оси абсцисс* ранг таксонов (в лог. масштабе — *А*; в нат. масштабе — *Б*)

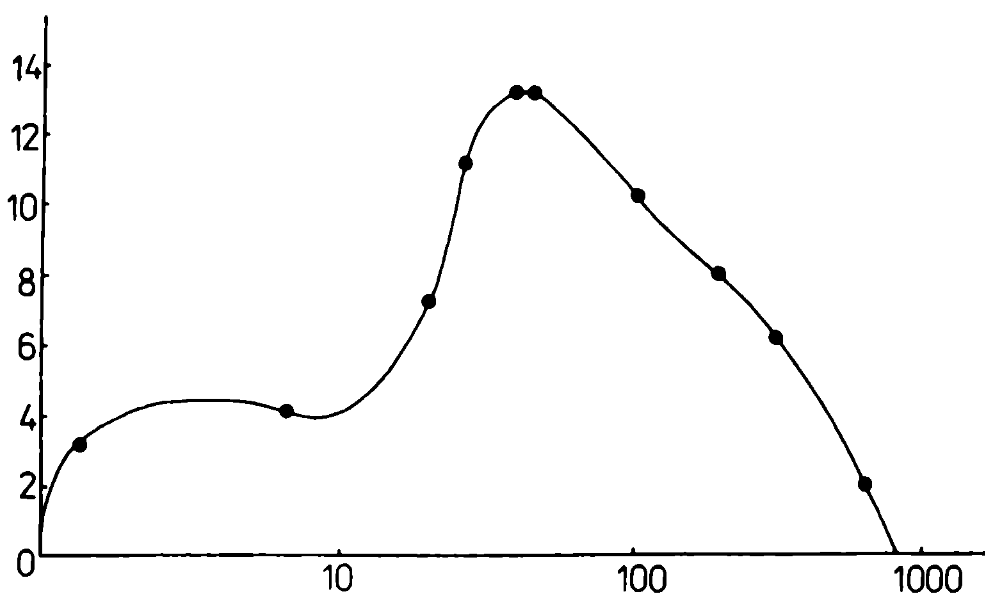


Рис. 12. Вертикальное распределение числа видов сем. Trichotropidae в умеренных и холодных водах северного полушария.

По оси ординат — число видов; по оси абсцисс.— глубина М., в лог. масштабе)

Antitrichotropis, *Trichoconcha*, *Discotrichoconcha*, *Parovancia*) включающих около 140 видов. Ряд родов включен в качестве подродов в приоритетные роды. Характер дивергенции семейства в умеренных и холодных водах северного полушария, апроксимирующийся в региональных фаунах и флорах параболической функцией и в мировой фауне — экспоненциальной функцией (Голиков, 1976) подтверждает сделанные выводы и отображен на рис. 11.

Виды семейства преобладают в субтропических, умеренных и холодных водах обоих полушарий. В тропических водах имеются лишь отдельные представители родов *Cerithioderma* и *Separatista*. Наибольшее разнообразие видов наблюдается у берегов северной Японии. Основная масса видов обитает на шельфах, некоторые представители опускаются на склон; на ложе океанов виды семейства не представлены. Наибольшее число видов обнаружено на глубинах около 50 м (рис. 12). Опираясь на ископаемые остатки представителей семейства и экологический принцип эволюционных построений (Golikov, Tzvetkova, 1972), можно попытаться представить эволюцию Trichotropidae в умеренных и холодных водах северного полушария (рис. 13).

Время происхождения семейства относится к мелу. Наиболее древним из современных родов оказывается род *Cerithioderma*, с мела по олигоцен широко представленный в отложениях Европы, северной Америки и Австралии и в настоящее время имеющий виды, заходящие в вестиндийские воды. Из родов, расселившихся в умеренных водах северного полушария, наиболее древним и примитивным оказывается род *Turritropis*, обладающий наименее развитым периостракумом и осевыми складками. Этот род мог произойти от представителей рода *Cerithioderma* или от общего с ним предка в олигоцене. Первые современные субтропические виды рода *Turritropis* уже существовали в раннем миоцене у берегов Японии.

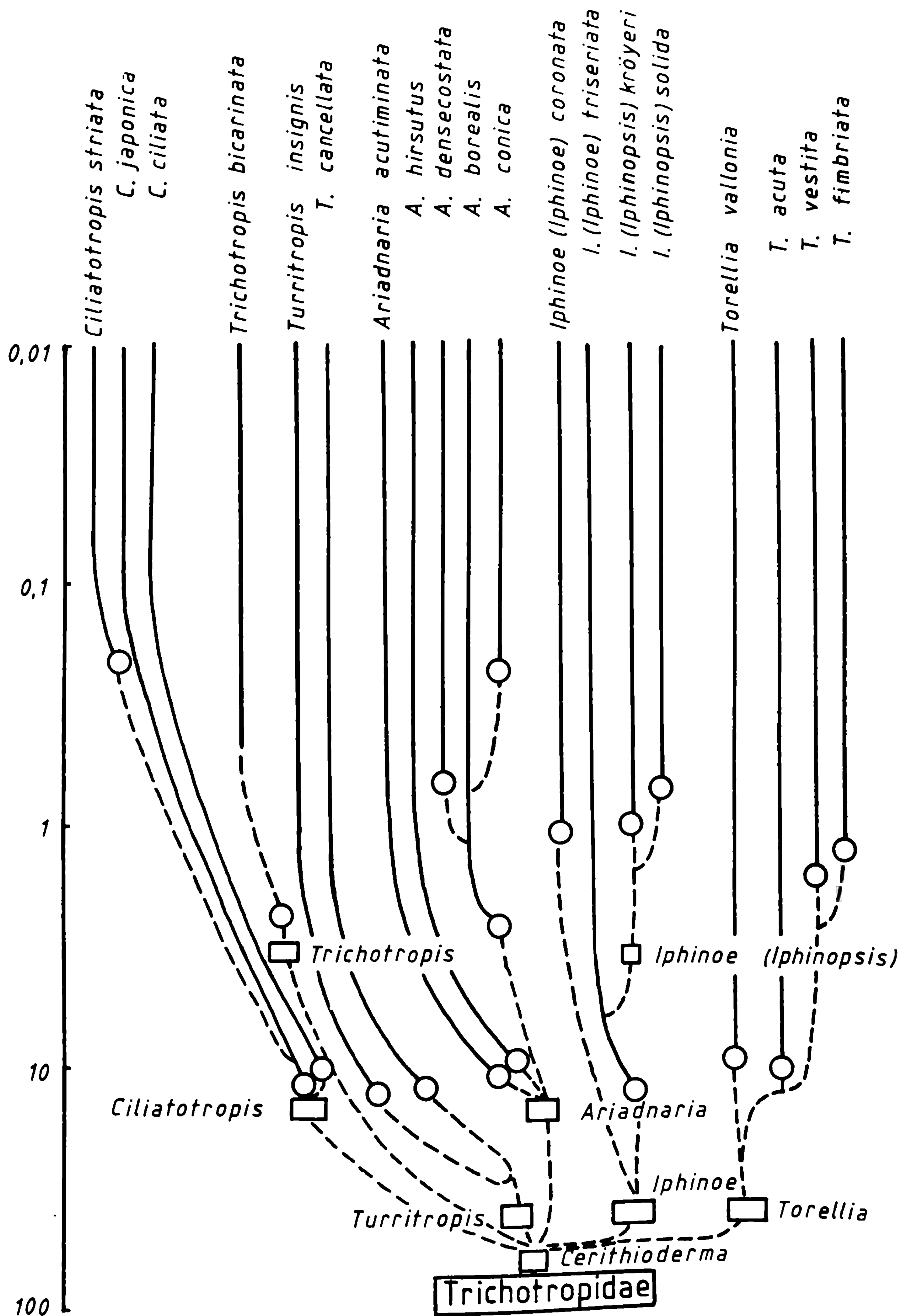


Рис. 13. Временная схема эволюции родов и видов сем. Trichotropidae в умеренных и холодных водах северного полушария.

По оси ординат время (в [illegible] асштабе)

Немного позднее образования бореальных условий в северной части Тихого океана около 14 млн. лет назад, от этих видов могли произойти тихоокеанский азиатский широкобореальный *Tur insignis* и с появлением гидрологических границ между тихоокеанскими высокобореальными и низкобореальными водами — тихоокеанский высокобореальный *Tur cancellata*. От рода *Turritropis* или общих с ним предков после образования в северной части Тихого океана умеренных условий могли произойти не имеющие субтропических представителей и обладающие более развитым периостракумом, с одной стороны, виды рода *Ariadnaria*, а с другой — *Ciliatotropis*. Первые виды этих родов тихоокеанские азиатские низкобореальные *Ariadnaria acutiminata* и *Ciliatotropis japonica* (шире распространенный), курильский бореальный *Ciliatotropis ciliata* (более глубоководный) и тихоокеанский азиатский высокобореальный *Ariadnaria hirsutus* могли произойти вскоре после установления гидрологической границы между высокобореальными и низкобореальными водами в Тихом океане.

Дальнейшая эволюция рода *Ariadnaria* связана с образованием (под влиянием нарастающего похолодания в Беринговом море около 3—2,5 млн. лет назад) широко распространенного бореально-арктического вида *A. borealis*, от которого в плейстоцене могли произойти тихоокеанский высокобореально-арктический *A. densecostata* и атлантический арктический *A. conica*.

Охотоморский *Ciliatotropis striata* вероятно, образовался от *C. japonica* или общего с ним предка также в плейстоцене после формирования основной части современного шельфа Охотского моря.

Род *Trichotropis*, единственный современный представитель которого обладает тихоокеанским высокобореально-арктическим распространением, имеет общие черты с родами *Turritropis* и *Ariadniria* (но меньшее число спиральных ребер и гораздо более развитый периостракум) и произошел, вероятно, от общих предков с этими родами во время развивающегося похолодания в плиоцене.

Род *Iphinoe* имеет современных и ископаемых раннемиоценового возраста представителей в субтропических водах Японии. Характерной чертой этих представителей оказывается гораздо менее развитый, чем у современных видов умеренных и холодных широт, периостракум. Из видов рода, обитающих в умеренных широтах, наиболее древним, по-видимому, оказывается тихоокеанский азиатский широкораспространенный бореальный *I. triseriata*, образовавшийся вскоре после становления бореальных условий в северной части Тихого океана и имеющий менее вооруженный периостракум, чем произошедший от общих с ним предков, вероятно, в эуплейстоцене, тихоокеанский азиатский бореально-арктический *I. coronata*. От *I. triseriata* под влиянием нарастающего похолодания 3,5 — 3 млн. лет назад мог произойти подрод *Iphinopsis* с 2 эуплейстоценового возраста видами — *I.* (*Iphinopsis*) *kröyeri* и *I.* (*Iphinopsis*) *solida*, из которых первый, распространенный шире, вороятно, образовался немного раньше.

Род *Torellia*, широко распространенный в северном полушарии и опускающийся на значительные глубины, имеет общие черты с родами *Ciliatotropis* (щетинки на периостракуме) и *Iphinoe* (слоистый толстый периостракум) и, вероятно, произошел от общих с ними предков во время олигоценового похолодания. Из видов рода, обитающих в умеренных и холодных водах северного полушария, наиболее примитивным оказывается тихоокеанский американский *T vallonia*, обладающий еще гребешками на периостракуме. Курильский вид *T acuta*, образовашийся, вероятно, около 10 млн. лет назад, имеет на периостракуме щетинки, так же как и позднее произошедшие от общих с ним предков *T vestita* и *T fimbriata.*

Общим направлением эволюции Trichotropidae в умеренных и холодных водах северного полушария оказывается возрастание по мере филогенеза холодолюбивости, увеличение степени развития и вооружения периостракума и тенденция к возрастанию предельных размеров раковины в различных эволюционных ветвях.

ЛИТЕРАТУРА

Голиков А. Н. О количественных закономерностях процесса дивергенгенции.— В кн.: Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976, с. 90—96.

Голиков А. Н., Гульбин В. В. Брюхоногие переднежаберные моллюски (Gastropoda, Prosobranchia) шельфа Курильских островов. I.— В кн.: Животный и растительный мир шельфовых зон Курильских островов. М., 1978, с. 159—223.

Голиков А. Н., Цветкова Н. Л. (*Golikov A. N., Tzvetkova N. L.*) The ecological principle of evolutionary reconstruction as illustrated by marine animals.— Marine Biol., 1972, vol. 14, N 1, p. 1—9.

Adams A. On some new genera and species of Mollusca from Japan.— Ann. Mag. Nat. Hist., 1860, ser. 3, 5, p. 405—422.

Adams H., Adams A. The genera of recent Mollusca, arranged according to their organisation. London, vol. 1, 1854, 661 p.

Aurivillius C. W. S. Oversigt öfver de af Vega-Expeditionen insamlade Arktiska Hafsmollusker. II. Placophora och Gastropoda.— Extr. Vega Expeditionens Vetenskaplija Jakttagelser. Stockholm, 1885, p. 313—383.

Broderip W. H., Sowerby G. W Observations on new or interesting Mollusca contained, for the most part, in the Museum of the zoological society.— Zool. Journ., London, vol. 4, 1829, p. 359—379.

Dall W. H. Description of sixty new forms of mollusks from the West Coast of North America and the North Pacific Ocean, with notes on others already described.— Amer. Journ. of Conch., 1872, 7, p. 93—160.

Dall W. H. Descriptions of new species of mollusks from the Pacific coast of the United States, with notes on other mollusks from the same region.— Proc. U. S. Nat. Mus., 1908, vol. 34, p. 245—257.

Dall W H. Description of new species of Mollusca from the North Pacific Ocean in the collection of the U. S. National Museum.— Proc. U. S. Nat. Mus., 1919, vol. 56, p. 293—371.

Dall W H. Notes on molluscan nomenclature.— Proc. Biol. Soc. Washington, 1924, vol. 37, p. 87—90.

Gould A. A. Description of new shells collected by the North Pacific exploring expedition.— Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 1861, vol. 8, p. 14—40.

Gray J. E. Catalogue of mollusca. London, 1850, pt. 2, 20 p.

Habe T. The mollusks fauna of Choshi, Northern Honshu.— Japan Journ. Malac. (Venus), 1958, vol. 20, p. 39—40.

Habe T Colour illustration shells of Japan. 1961, vol. 2, p. 1—45.

Habe T Trichotropidae in Japan. (Mollusca).— Bull. Nat. Mus., Tokyo, 1962, vol. 6, p. 67—78.
Hinds R. B. On new species of shells collected by Sir Edward Belcher.— Proc. Zool. Soc. London, 1843, vol. 11, p. 7—21.
Jeffreys J. G. British conchology, or an account of the Mollusca which now inhabit the British isles and the surrounding seas Marine shells, in continuation of the Gastropoda as far as the Bulla family. London, 1867, vol. 4, 486 p.
Middendorff A. T. Aufzählung und Beschreibung der zur Meeresfauna Russlands gehörigen Einschaler. Beitrage zu einer Malacozoologia Rossica, 2.— Mem. Acad. SPb, 1849, Bd. 6, 187 S. Taf. 1—11.
Möller H. P. C. Index molluscorum Groenlandiae.— Naturhist. Tidsskrift, 1842, ser. 1, Bd. 4, N 1, S. 76—97.
Okutani T. A new bathyal Trichotropid Gastropod, *Torellia pacifica* n. sp. collected by the R/V Soyo-Maru from the Pacific coast of Honshu, Japan.— Jap. Journ. Malac. (Venus), 1980, vol. 38, N 4, p. 223—226.
Philippi R. A. Centura tertia Testacorum novorum auctore.— Zeitschr. f. Malac., 1848, Bd 5, S. 151—176.
Sowerby G. B. A catalog of the shells in collection of the Earl of Tankerville, with an appendix describing new species. London, 1825, 92 p.
Verrill A. E. Catalogue of marine mollusca added to the fauna of New England during the past ten years.— Trans. Conn. Acad., 1882, vol. 5(2), p. 447—588.

A. N. Golikov

GASTROPOD FAMILY TRICHOTROPIDAE IN THE TEMPERATE AND COLD WATERS OF THE NORTHERN HEMISPHAERE

It is established as a result of the revision that the family Trichotropidae is represented by 6 genera and 19 species in the temperate and cold waters of the Northern Hemisphaere, of which 1 genus (*Ciliatotropis*) and 4 species (*Ciliatotropis japonica*, *C. striata*, *Ariadnaria densecostata*, *Iphinoe triseriata*) are new to science. The key for identification of genera and species, data on ecology and the distribution of the genera and species in time and space and picture of their evolution are presented. The main directions of morphogenesis of the family is the increase of the periostracum and the degree of the development of its armature and increase of the maximum dimensions of shells.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

Я. И. Старобогатов, А. В. Корнюшин

ОСОБЕННОСТИ ЯЙЦЕЖИВОРОЖДЕНИЯ И СИСТЕМАТИКА СФЕРИИД (BIVALVIA PISIDIOIDEA SPHAERIIDAE)

Особенности яйцеживорождения и характер вынашивания молоди широко используются в систематике пресноводных двустворчатых моллюсков. В частности, по признакам, связанным с этим, наяды разделяются на надсемейства и семейства, а в пределах семейства Lampsilidae, представители которого имеют особо сложные приспособления подобного рода, еще и на подсемейства (Старобогатов, 1970). Аналогичные признаки используют для выделения некоторых родов в семействе Corbiculidae (Иззатуллаев, 1980). В пределах надсемейства Pisidioidea эти признаки четко отделяют семейство Euperidae, представители которого вынашивают молодь в наружных полужабрах (Heard, 1965), тогда как Sphaeriidae и Pisidiidae — во внутренних (у некоторых представителей последнего семейства наружные полужабры полностью отсутствуют) По видам семейства Sphaeriidae имеется некоторое число данных о плодовитости и связи ее с размерами взрослых особей и готовой к вымету молоди (Gilmore, 1917, Groenwegen, 1926, Foster, 1932, Okada, 1935, van Cleave et al., 1947, Mackie et al., 1974, Heard, 1977, Meier-Brook, 1977, Mackie, 1978, Алимов, 1981). Обсуждается даже вопрос о различиях родов Sphaerium и Musculium по количеству единовременно вынашиваемых эмбрионов (Herrington, 1962, Heard, 1977), однако попытка более подробно связать данные о числе овисаков (выводковых сумок) и числе эмбрионов с системой семейства до сих пор не делались.

Для того, чтобы выяснить, насколько особенности вынашивания молоди связаны с систематическим положением изученных видов, мы произвели обследование особей 15 видов семейства. Материал был следующий (все сборы были сделаны в теплый сезон, с конца апреля по средину сентября, т. е. в период интенсивного размножения моллюсков): *Amesoda scaldiana* — верхний Иртыш, Москва, Плоцк (Польша), Ленинградская обл.— всего 5 экз., *A. solida* — Ока у Алексина и у Пирочи — всего 6 экз., *A. transversalis* — Обь у Киревского — 1 экз., *A. asiatica* — Сосьва у Березова — 2 экз., *Shadinicyclas rivicola* — Ока в Калужской обл.— всего 3 экз. *S. bourguignati* — Черкасская обл. и Ока у Павлово (Горьковская обл.) — всего 2 экз., *Sphaerium corneum* — Коми АССР — 2 экз., *S. suecicum* — оз. Нарочь (Минская обл.) — 1 экз., *S. levinodis* — верхний Иртыш и верхняя Лена — всего 3 экз. S. westerlundi — Енисейск —

Число овисаков и эмбрионов у различных видов Sphaeriidae

Вид	Число овисаков на полужабру	Число эмбрионов на овисак	Макс число эмбрионов на особь	*l*, мм	*l/L*
Amesoda scaldiana (*Norm.*)	2—3	5—7	24	3,7	0,33
A. solida (Norm.)	2	10	40	0,5	0,22
A. transversalis (West.)	2	3—4	16	0,8	0,11
A. asiatica (Mts.)	2	3—4	14	0,9	0,12
Shadinicyclas rivicola (Lam.)	4—5	1—3	18	5,5	0,32
S. bourguignati (Lall.)	4—6	1—2	24	7,5	0,38
Sphaerium corneum (L.)	2—3	3—5	26	1,6	0,20
S. suecicum (West.)	3	1	6	3,3	0,41
S. levinodis (West.)	3—4	1—3	22	3,6	0,45
S. westerlundi (Cl.)	2	1—2	6	3,6	0,44
S. rectidens St. et Str.	2	1—2	6	5,4	0,48
S. baicalense (W. Dyb.)	4	1—3	14	9,0	0,36
Musculium hungaricum (Haz.)	2	5—14	42	1,2	0,17
M. creplini (Dkr.)	2—3	1—4	18	1,6	0,23
Sphaerinova limanica Moskv.	2—3	2—4	20	1,9	0,19
Amesoda similis (Say)	1	2	4—10	7,0	0,25
A. patella (Gould)	1—2	2	4—8	6,2	0,46
A. rhomboidea (Say)	1—3	4	2—9	4,3	0,25
A. fabalis (Prime)	1—2	2	5	3,4	0,30
Striaticyclas striatina (Lam.)	1—2	3	2—13	3,5	0,36
Sphaerium (*Nucleocyclas*) sp. 1 американский «*S. corneum*»	1—2	4	8—16	3,0	0,35
Sphaerium (*Nucleocyclas*) sp. 2 американский «*S. nitidum*»	1—2	4	8—10	2,6	0,50
Herringtonium occidentale (Low.)	1—2	10	20—30	1,8	0,48
Musculium partumeium (Say)	1—5	14	18—36	1,2	0,25
M. securris (Prime)	3—4	14	28—34	1,7	0,28
M. biwaense (Mori)	1—2	8—16	26—40	2,5	0,20
Zecyclas novaezaelandiae (Desh.)	1—2	4	7	1,7	0,29
Sphaerinova transversa (Say)	1—6	18	70	1,4	0,12

1 экз., *S. rectidens* — Яна (среднее течение) — 1 экз., *S. baicalense* — южный Байкал — 3 экз., *Musculium hungaricum* — Восточно-Казахстанская обл.— 2 экз., *M. creplini* — Якутия, Амга 2 экз., *Sphaerinova limanica* — Амурский лиман — 1 экз. Разумеется, этот материал невелик, но достоверность результатов подтверждается их сходством на материале из разных, подчас весьма удаленных друг от друга мест.

Результаты изучения этих моллюсков (учитывались только вторичные и третичные овисаки т. е. содержащие эмбрионов, снабженных раковиной) обобщены в таблице; в нижней ее половине приведены литературные данные по некоторым видам, обитающим за пределами СССР (в основном, по работам Heard, 1977 и Okada, 1935). Просмотр приведенных в таблице данных позволяет сделать следующие выводы.

Неоднократно обсуждавшаяся в цитированных выше работах зависимость общей плодовитости от размера вполне подтверждается, в то же время размер готовой к вымету молоди различен у разных видов и не зависит от предельного размера взрослых особей. В целом

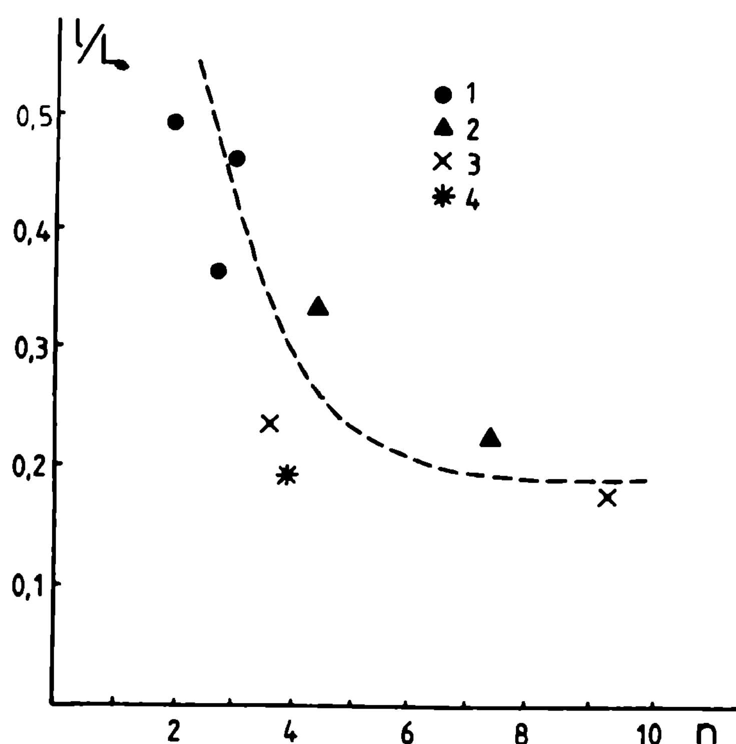


Рис. 1. Связь максимального относительного размера эмбрионов (*l/L — по оси ординат*) и их максимального количества во вторичном или третичном овисаке (*n — по оси абсцисс*).

1 — Sphaerium (Parasphaerium), 2 — Amesoda, 3 Musculium, 4 Sphaerinova. Кривая проведена ориентировочно

в семействе наблюдается обратная зависимость между числом овисаков и числом эмбрионов в овисаке, что, однако, не исключает специфичность этих особенностей для родов и внутриродовых групп видов. Гораздо более тесно связан с плодовитостью относительный размер готовых к вымету особей (*l/L*) — мы его оценивали по отношению максимальной длины особи внутри материнского организма (*l*) к длине последнего (*L*). В этом случае наблюдается обратная зависимость (рис. 1), в которой крайние положения занимают *Musculium hungaricum* и *Sphaerium rectidens*. Кроме того, слабая обратная зависимость обнаружена между числом овисаков в жабре и числом эмбрионов в овисаке.

Однако, наряду со всем этим, довольно четко проявилась специфичность числа овисаков и числа эмбрионов для родов и внутриродовых групп видов. Тут можно выделить четыре типа.

1. Овисаков в полужабре относительно мало — от 1 до 3, реже до 4, эмбрионов в овисаке от 1 до 4. Сюда входят:

Amesoda similis, *A. patella*, *A. rhomboidea*, *A. fabalis*
Striaticyclas striatina
Sphaerium suecicum, *S. levinodis*, *S. westerlundi*, *S. rectidens*, *S. baicalense* (рис. 2), „*S. corneum*“, „*S. nitidum*“ (американские формы)
Zecyclas novaezealandiae
Musculium creplini (рис. 3)
Sphaerinova limanica (рис. 4)

2. Овисаков в полужабре 2—3, эмбрионов в овисаке 3—5, реже до 7. Сюда входят:

Amesoda scaldiana (рис. 5), *A. transversalis*, *A. asiatica*
Sphaerium corneum (рис. 6)

3. Овисаков в полужабре от 1 до 5, эмбрионов в овисаке 7—14. Сюда входят:

Amesoda solida
Herringtonium occidentale
Musculium hungaricum (рис. 7), *M. biwaense*, *M. partumeium*, *M. securris*

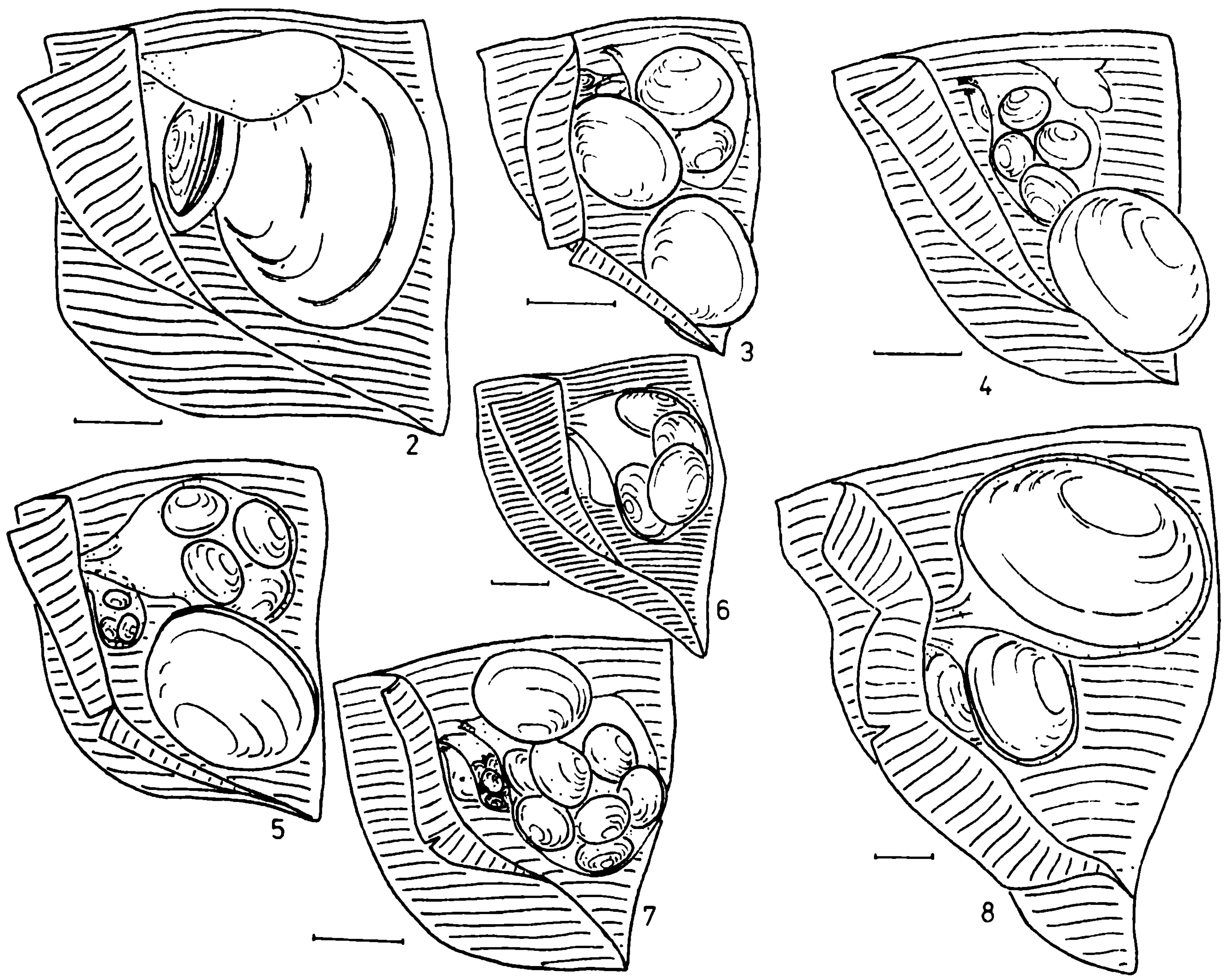


Рис. 2—8. Левые внутренние полужабры и овисаки с эмбрионами у разных видов сферинд. 2 — *Sphaerium baicalense*, 3 — *Musculium creplini*, 4 — *Sphaerinova limanica*, 5 — *Amesoda scaldiana*, 6 — *Sphaerium corneum*, 7 — *Musculium hungaricum*, 8 — *Shadinicyclas bourguignati*.

Масштабная линейка — 1 мм.

4. Овисаков в полужабре 4—6, изредка меньше, эмбрионов в овисаке 1—3. Сюда входят:

Shadinicyclas rivicola, *S. bourguignati* (рис. 8)
Sphaerinova transversa

Как видно из этого обзора, некоторые роды и подроды, а также четко очерченные географически и морфологически внутриродовые группы видов (*Shadinicyclas*, *Cyrenastrum*, *Clessinicyclas*, американские *Amesoda*, сибирские *Amesoda* и др.) попадают только в один из типов. Напротив, крупные почти всесветно распространенные роды попадают в два, а иногда даже и в три типа. Это позволяет разделить широкораспространенные роды на несколько подродов, четко очерченных географически. Особенно ярким примером могут служить европейские и западносибирские Musculium и Sphaerium. В первом из этих родов четко выделяются две группы видов: у одних эмбриональная раковина довольно крупная (l=1,5—1,8 мм), а общие размеры невелики (L=6—9 мм), и при этом начальный участок постэмбриональной раковины довольно короткий, во вторую группу попадают формы с маленькой эмбриональной раковиной (l до 1,3 мм), но при этом начальный участок постэмбриональной ра-

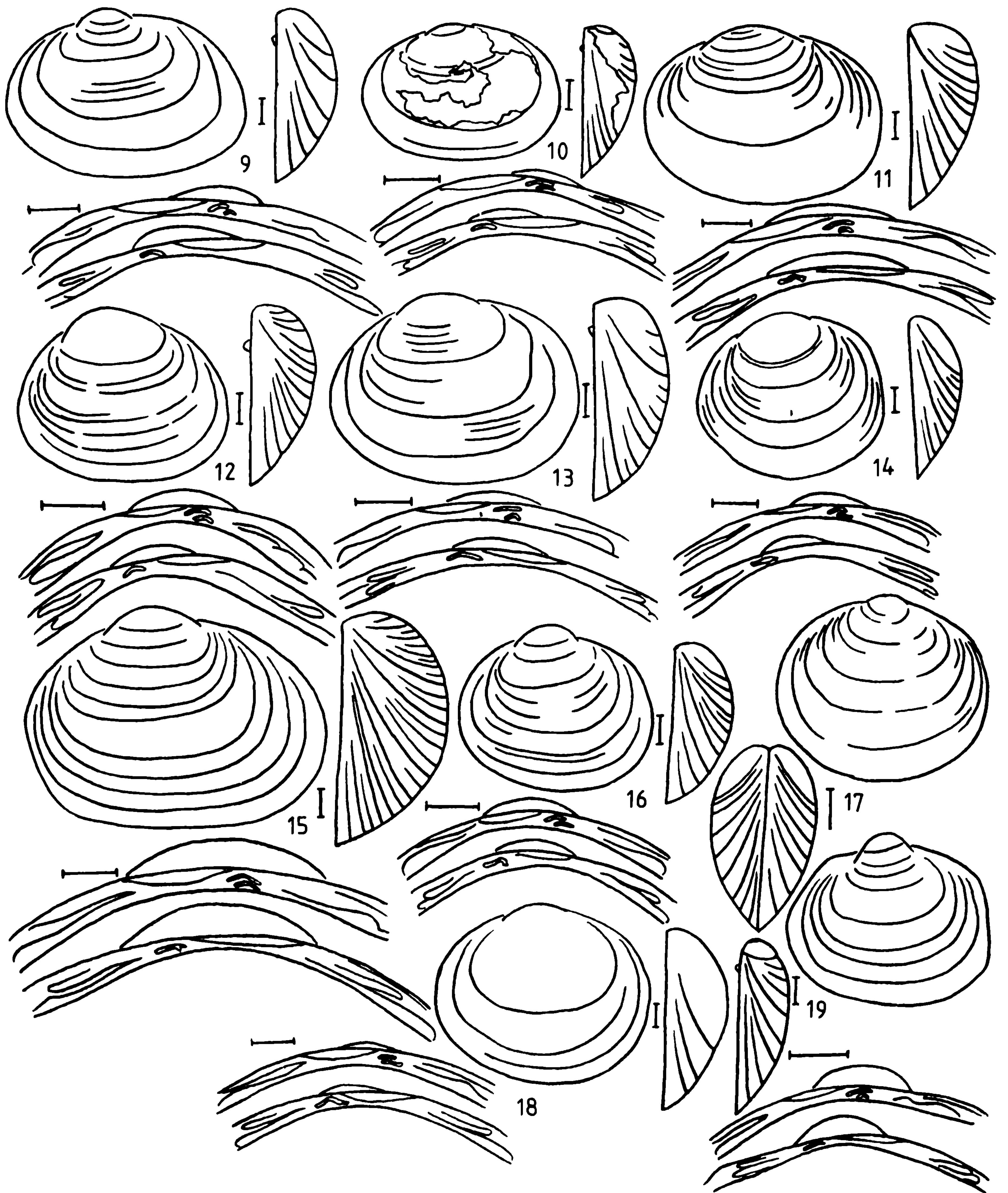


Рис. 9—19. Раковины (*слева* и *спереди*) и замки некоторых видов Sphaeriidae. 9 — *Amesoda caperata* (лектотип), 10 — *A. transversalis* (лектотип), 11 — *A. asiatica*, 12 — *A. korotnewii*, 13 — *A. falsinucleus* (голотип), 14 — *Sphaerium baicalense*, 15 — *S. dybowskii*, 16 — *S. kozhovi* (голотип), 17 — *S. nitidum* (лектотип), 18 — *S. marisminus* (голотип), 19 — *Musculium kafanovi* (голотип).

Масштабная линейка — 1 мм

ковины довольно заметный, а иногда, к тому же еще и изогнутый, в то время как общие размеры заметно крупнее (L=7—15 мм) В роде Sphaerium четко обособляется от всех остальных видов *S. corneum*, обладающий крайне тонкостенной раковиной и приуроченный к зарослям в самых мелких водоемах (хотя может быть встречен и в прибрежных зарослях более крупных), тогда как остальные виды подрода — озерные формы, обитающие на открытом грунте или среди погруженной растительности. Это экологическое деление, ранее не принимавшееся нами во внимание, теперь, будучи подтвержденным сведениями по особенностям размножения, заставляет нас сохранить в подроде *Sphaerium* s. str. лишь один вид *S. corneum* и перенести остальные виды в подрод *Parasphaerium*.

Все сказанное позволяет внести некоторые коррективы в систему семейства. Они связаны, во-первых, с отмеченными выше особенностями вынашивания молоди, во-вторых, с накоплением новых литературных данных и, в-третьих, чисто номенклатурными соображениями.

В целом система, разработанная А. Ф. Алимовым и Я. И. Старобогатовым, меняется довольно слабо (то, что они считали подсемейством, теперь лучше считать отдельным семейством) (см. Алимов и Старобогатов, 1968, Старобогатов, 1970), но вводится ряд новых подродовых названий. Все систематические комментарии и описания, а также номенклатурные замечания будут даны позже, а пока мы приводим общий список родов и подродов семейства. После каждого рода или подрода мы приводим перечень видов, обитающих ныне в водоемах СССР.

Семейство Sphaeriidae Jeffreys, 1862

Подсемейство Sphaeriinae Jeffreys, 1862

Sphaericoncha Kolesnikov, 1979. Юра Приамурья.

Pseudocorbicula Dautzenberg, 1908. Ныне: восток Экваториальной Африки

Serratisphaerium Germain, 1909. Ныне: тропическая Африка

Amesoda Rafinesque, 1820

Подрод *Amesoda* s. str. Мел — ныне: Северная Америка.

Подрод *Asiocyclas* Starobogatov et Korniushin subg. n. Плиоцен ныне: северная Азия, крайний северо-восток Европы.

В СССР: *A. asiatica* (Martens, 1864), *A. caperata* (Westerlund, 1897), *A. transversalis* (Westerlund, 1898), *A. korotnewii* (W Dybowski, 1902), *A. falsinucleus* Novikov sp. n.

Подрод *Clessinicyclas* Alimov et Starobogatov, 1968. Олигоцен ныне: Европа, Казахстан, Западная Сибирь.

В СССР: *A. scaldiana* (Normand, 1844), *A. draparnaldi* (Clessin, 1879)

Подрод *Cyrenastrum* Bourguignat, 1854. Плиоцен ныне: Европа.

В СССР: *A. solida* (Normand, 1844), *A. subsolida* (Clessin, 1888), *Striaticyclas* Starobogatov in Alimov et Starobogatov, 1968. Плейстоцен — ныне: США и Канада.

Shadinicyclas Starobogatov et Korniushin gen. n. Плиоцен — ныне: Европа, Казахстан, Западная Сибирь.

В СССР: *S. rivicola* (Lamarck, 1818), *S. bourguignati* Lallemant et Servain, 1881

Zecyclas Starobogatov in Alimov et Starobogatov, 1968. Ныне: Новая Зеландия.

Sphaerium Scopoli, 1777

Подрод *Parasphaerium* Alimov et Starobogatov, 1968. Плиоцен — ныне: северная Азия, север Европы.

В СССР: *S. rectidens* Starobogatov et Streletzkaja, 1967, *S. levinodis* Westerlund, 1876, *S. capiduliferum* Lindholm, 1909, *S. baicalense* W Dybowski, 1902, *S. westerlundi* Clessin in Westerlund, 1883, *S. dybowskii* Lindholm, 1909, *S. suecicum* Westerlund, 1881, *S. kozhovi* Starobogatov sp. n.

Подрод *Nucleocyclas* Alimov et Starobogatov, 1968. Неоген — ныне: Европа, юг Сибири, север Сахалина, Северная Америка (?).

В СССР: *S. nucleus* (Studer, 1820), *S. nitidum* (Clessin in Westerlund, 1876), *S. marisminus* Starobogatov sp. n.

Подрод *Sphaerium* s. str. Мел (?) — ныне: Европа.

В СССР: *S. corneum* (Linnaeus, 1758)

Подсемейство Musculiinae Starobogatov in Stadnichenko, 1984

Musculium Link, 1807

Подрод *Parvimusculium* Starobogatov et Korniushin subg. n. Эоцен — ныне: Европа, север Азии.

В СССР: *M. creplini* (Dunker, 1845), *M. terverianum* (Dupui, 1834), *M. ryckholti* (Normand, 1844), *M. strictum* (Clessin, 1877), *M. kafanovi* Starobogatov sp. n., *M. heterodon* Pilsbry, 1895.

Подрод *Musculium* s. str. Ныне: Европа, Казахстан, восток Азии.

В СССР: *M. lacustre* (Müller, 1776), *M. hungaricum* (Hazay, 1881), *M. clessini* (Clessin, 1882), *M. johanseni* Tscheremnov, 1972, *M. compressum* (*Mousson*, 1887), *M. amurense* Moskvichova in Zatravkin, 1985, *M. likharevi* Moskvichova in Zatravkin, 1985, *M. jurievi* Zatravkin, 1985

Подрод *Morimusculium* Starobogatov subg. n. Ныне: Северная Америка, север тихоокеанского побережья Азии.

В СССР: *M. miyadii* (Mori, 1933), *M. morii* Starobogatov et Budnikova, 1985.

Подрод *Patagomusculium* Starobogatov subg. n. Ныне: Южная Америка.

Sphaerinova Iredale, 1943

Подрод *Sphaerinova* s. str. Ныне: тропический пояс.

Подрод *Paramusculium* Alimov et Starobogatov, 1968. Ныне: Северная Америка, Англия (завезен).

Подрод *Asiomusculium* Starobogatov et Korniushin subg. n. Ныне: Сибирь и бассейн Амура.

В СССР: *S. inflata* (Middendorff, 1851), *S. limanica* Moskvicheva in Zatravkin, 1985.

Род *Amesoda*

Подрод *Asiocyclas* Starobogatov et Korniushin subg. n. (типовой вид *Sphaerium asiaticum* Martens, 1884). Раковина вытянуто-овальная с очень широкими мало выступающими макушками, покрытая лишь линиями роста; зуб 4а+4в лишь слабо изогнут в задней части; овисаков по 2 на полужабру, эмбрионов в них по 3—4 в каждом.

До последнего времени считалось, что *Sphaerium transversale* Westerlund, 1898 и *S. asiaticum* v. *caperata* Westerlund, 1897 — всего лишь синонимы *S. asiaticum* (Старобогатов и Стрелецкая, 1967). Однако эти три вида четко различаются при совместных нахождениях относительной выпуклостью и положением точки, наиболее удаленной от комиссуральной плоскости (т. е. плоскости симметрии моллюска). В типовых сериях двух первых форм из коллекции Зоологического института АН СССР представлены все три вида, что, несомненно, и явилось одной из причин их объединения. Лектотип *S. asiaticum v. caperata* (рис. 9) уже обозначен в работе Я. И. Старобогатова и Э. А. Стрелецкой (1967, с. 246 *) Лектотип *S. transversale* (рис. 10) имеет размеры (в мм): длина — 7,3; высота — 5,5; выпуклость одной створки — 1,7 Он снабжен этикеткой: „Полои Сосьвы у Березова, озеро Пуико, из желудка осетра, Варпаховский, 1895 г.“ Для сравнения приводим изображение *S. asiaticum* с длиной раковины 9,4 мм (рис. 11). К этому же подроду относится и малоизвестный байкальский эндемичный вид *Amesoda korotnewii* (W Dybowski) (рис. 12—экземпляр с длиной раковины 8,4 мм). Наконец, к этому же подроду принадлежит и *A. falsinucleus* Novikov sp. n., описание которого до сих пор не было опубликовано. Е. А. Новиков характеризует этот вид следующим диагнозом. „Раковина удлиненно-овальная, умеренно толстостенная с широкими почти не выступающими макушками и равномерно закругленными плавно переходящими друг в друга краями. Поверхность покрыта только тонкими линиями нарастания, среди которых выделяются „годовые кольца“, периостракум серый. Отношение длины к высоте — 1,19—1,21, отношение выпуклости к высоте — 0,76—0,78. Зуб 2 резко согнутый, 4а+4в почти прямой, наклоненный назад, 3а — раздвоенный на конце, более толстый и короткий, чем 3в, соединяются они, образуя явственный угол. Латеральные зубы короткие и тонкие, внешние из них в правой створке располагаются под некоторым углом к краям замочной площадки. Лигамент длинный, заметно выходящий за контур макушек. Размеры раковины (в мм), первая из цифр в каждой группе принадлежит голотипу: длина 8,7; 10,2; 8,4; 8,9; 8,8; высота 7,2; 8,4; 7,0; 7,4; 7,2; выпуклость одной створки 2,8; 3,5; 2,6; 3,1; 3,0. Голотип (рис. 13) и паратипы происходят из средней Оби; голотип собран у Першина, паратипы у Кривошеина, оба сбора Е. А. Новикова 22 июля 1968 г. От всех остальных видов подрода описываемый вид отличается наибольшей выпуклостью“

* В опубликованных там промерах опечатка: длина не 8,4, а 9,4 мм.

Род *Shadinicyclas* Starobogatov et Korniushin gen. n.

Широко известная группа видов, объединяемая обычно под названием *Sphaerium rivicola* Lam. оказалась лишенной собственного родового названия. Название *Sphaeriastrum* Bourguignat, 1854, обычно применяемое к ней (например, Алимовым и Старобогатовым, 1968), использоваться не может, так как типовым видом этого номинального рода Бургинья (Bourguignat, 1877, p. 51) обозначил *Sphaerium corneum*, сделав тем самым это родовое название синонимом *Sphaerium*. Название *Cyclas* Lamarck 1799 или Bruguiere, 1798, типовым видом которого некоторые авторы (например, Keen, 1969, Стадниченко, 1984) считали *Cyclas rivicola*, также не может быть использовано, поскольку формально типовым видом этого номинального рода должен считаться *Tellina cornea*, а наше предложение установить для этого рода типовой вид *C. rivicola* (на основании того, что Ламарк под этим названием разумел именно последний вид) не встретило поддержки Международной комиссии. Поскольку эта группа видов несомненно составляет особый род, мы даем ему новое название в честь В. И. Жадина. Род можно характеризовать следующим диагнозом: раковина относительно крупная для представителей семейства с выступающим над краем створки лигаментом, сифональная мускулатура сильно развита и отпечаток верхнего сифонального мускула отстоит далеко от отпечатка заднего аддуктора. Типовой вид *Cyclas rivicola* Lamarck, 1818.

Род *Sphaerium*

Как уже было сказано выше, в подрод *Parasphaerium* приходится относить большую часть видов, ранее включавшихся в подрод *Sphaerium* s. str В этой связи приходится признать, что спрямленность зубов замка не является характерной особенностью подрода. Более характерны для него относительно твердостенная раковина, широкие выступающие макушки и наличие всего 1—3 эмбрионов на овисак. Попутно следует отметить, что байкальские представители этого подрода образуют пары с внебайкальскими, близкими к ним по форме и степени вздутости. Так, *S. baicalense* (рис. 14) явно связан с *S. westerlundi* (последний обычно считается синонимом *S. corneum*, но более вздут, чем он, и имеет более прочную раковину и меньшее число эмбрионов в овисаках), *S. dybowskii* (рис. 15) связан с *S. levinodis* и, наконец, с внебайкальским *S. capiduliferum* связан *S. kozhovi* Starobogatov sp. n. Диагноз последнего вида следующий. Раковина округлая довольно сильно выпуклая с широкими, очень сильно выступающими макушками и равномерно закругленным контуром. Поверхность очень тонко исчерченная, часто слегка блестящая, окраска коричневая или красновато-коричневая с более темными концентрическими полосами. Отношение длины раковины к ее высоте составляет 1,20—1,28, отношение выпуклости к высоте составляет 0,54—0,60. Зуб 2 *s*-образно изогнутый, задняя часть его много короче передней, зуб 4а несколько короче 4в, соединены они

под тупым углом, 3в много короче, чем 3а и резко раздвоен на конце, соединены они под тупым углом. Латеральные зубы очень тонкие. Лигамент почти не выдается за контур макушек. Размеры раковины (в мм), первая из цифр в каждой группе принадлежит голотипу: длина раковины: 7,6; 7,2; 7,7; 6,5; высота 6,3; 6,0; 6,0; 5,2; выпуклость одной створки — 2,3; 2,2; 2,1; 1,7. Голотип (рис. 16) и паратипы собраны в Чивыркуйском заливе Байкала на разрезе Баклан — Курбулик, глубина 8 м, даты нет, сбор М. М. Кожова. От *S. capiduliferum* отличается формой замка, характером поверхности и окраской, от *S. baicalense* более вздутой раковиной и выступающими макушками.

В подрод *Nucleocyclas*, кроме типового вида, входит из наших сфериид также *S. nitidum*. Это название большинством западных авторов применяется к *S. rectidens*, что явно не согласуется с диагнозом. В Стокгольмском музее хранится одна из двух проб, составляющих типовую серию *S. nitidum* (место хранения второй пробы — из Лузина — остается нам неизвестным). Из этой пробы, имеющей этикетку „Sibirien Dudino (т. е. Дудинка) lat. 69°15′ 3 sept. 1875“ наиболее крупный экземпляр (они все довольно молодые) мы обозначаем как лектотип (рис. 17). Его размеры (в мм): длина раковины — 5,0; высота — 4,5; выпуклость обеих створок — 2,7 К этому виду очень близок байкальский эндемичный вид *S. marisminus* Starobogatov sp. n. Диагноз его следующий. Раковина овальная, тонкостенная, мало выпуклая, с узкими, очень слабо выступающими макушками и равномерно закругленным контуром. Поверхность покрыта только тонкими линиями нарастания, не блестящая, коричнево-серая с более светлой полосой по краю. Отношение длины раковины к ее высоте составляет 1,22—1,28, отношение выпуклости к высоте — 0,69—0,79. Зуб 2 резко изогнут, передняя его ветвь несколько длиннее задней, зуб 4а+4в плавно изогнутый, 4в несколько толще 4а, зуб 3а *s*-образный с отогнутым дорсально передним концом, 3в раздвоен по всей длине и его ветви отогнуты в противоположные стороны, соединяясь 3а и 3в образуют плавную дугу. Латеральные зубы тонкие. Лигамент довольно узкий, слабо выступающий за контур макушек. Размеры (в мм) голотипа (первая цифра) и паратипа: длина раковины — 9,9; 8,4; высота — 8,3; 6,7; выпуклость одной створки — 3,5; 2,3. Голотип (рис. 18) и паратип собраны в заливе Мухор (Малое Море, Байкал), глубина 5—6 м, 5 августа 1934 г., М. М. Кожовым.

Род *Musculium*

Подрод *Parvimusculium* Starobogatov et Korniushin subg. n. (типовой вид *Cyclas creplini* Dunker, 1845). Эмбриональная раковина относительно крупная для рода (длина ее 1,5 — 1,8 мм), узкая начальная часть дефинитивной раковины короткая, эмбрионов в каждом овисаке до 4.

Кроме широко распространенного в Евразии типового вида и еще нескольких европейских, сюда же относится и *M. kafanovi* Starobogatov sp. n. Диагноз его следующий. Раковина округленно-пяти-

угольная, уплощенная, с узкими, но мало выступающими макушками и четко обособленной эмбриональной раковиной. Спинной край изогнут под тупым углом и также с тупыми углами переходит в передний и задний края. Передний край раковины посредине с тупым углом, задний усеченный. Поверхность покрыта только линиями нарастания, матовая, серая. Отношение длины раковины к ее высоте — 1,10—1,16, отношение выпуклости к высоте — 0,42—0,47 Зуб 2 дуговидно изогнут, зубы 4а и 4в образуют почти прямой зуб, слегка наклоненный назад, при этом 4в несколько толще, чем 4а, зубы 3а и 3в, сливаясь, образуют почти прямой зуб, параллельный краям замочной площадки, 3в на заднем конце отогнут вниз и утолщен. Латеральные зубы тонкие. Лигамент узкий, далеко выступающий за контур макушек. Размеры голотипа и паратипов (в мм); первая цифра в каждой группе — размер голотипа: длина раковины — 7,0; 7,4; 7,0; 6,9; высота — 6,2; 6,4; 6,0; 6,0; выпуклость одной створки — 1,3; 1,5; 1,6; 1,4. Голотип (рис. 19) и все 6 паратипов собраны в реке М. Тымке в пос. Тымовское (север Сахалина) в зарослях макрофитов; 21 июля 1978 г А. И. Кафановым.

Подрод *Morimusculium* Starobogatov subg. n. (типовой вид *Sphaerium miyadii* Mori, 1933). Эмбриональная раковина относительно крупная для рода (длина ее 1,3—1,7 мм), узкая начальная часть дефинитивной раковины совершенно не выражена, так что макушки не оттянуты в виде сосочков; эмбрионов в каждом овисаке много (до 14).

Подрод *Patagomusculium* Starobogatov subg. n. (типовой вид *Musculium patagonicum* Pilsbry, 1911). Эмбриональная раковина очень крупная для рода (длина ее 1,8—2,1 мм) иногда она не обособлена, узкая начальная часть дефинитивной раковины совершенно не выражена, кардинальные зубы очень короткие, расположенные под углом к внутреннему краю замочной площадки.

Род *Sphaerinova*

Подрод *Asiomusculium* Starobogatov et Korniushin subg. n. (типовой вид *Cyclas caliculata* v. *inflata* Middendorff, 1856). Раковина почти прямоугольная с закругленными углами и широкими заметно выступающими макушками, эмбриональная раковина может быть обособленной и необособленной у особей одного и того же вида, овисаков в полужабре не более 3, эмбрионов в овисаке 2—4.

ЛИТЕРАТУРА

Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 96. Л., 1981, 248 с.

Алимов А. Ф., Старобогатов Я. И. Состав и распространение крупных Pisidiidae СССР.— В кн.: Моллюски и их роль в экосистемах, 3. Л., 1968, с. 13—16.

Иззатуллаев З. И. Двустворчатые моллюски семейства Corbiculidae Средней Азии.— Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 8, с. 1130—1136.

Стадниченко А. П. Перлівницеві, кулькові (Unionidae, Cycladidae). Фауна України, т. 29, Молюски, вип. 3. Київ, 1984, 382 с.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. Л., 1970, 372 с.

Старобогатов Я. И., Стрелецкая Э. А. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малокофауны Восточной Сибири и севера Дальнего Востока.— В кн.: Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1967, т. 42, с. 221—268.

Bourguignat J.-R. Description de deux noveaux genres Algériens suives d'une classification des familles et des genres de mollusques terrestres et fluviatiles du systéme européen. Toulouse, 1877, 57 p.
Cleave H. J. van, Wright A. G., Nixon C. W Preliminary observations on reproduction in the molluscan genus *Musculium*.— Nautilus, 1947, vol. 61, N 1, p. 6—11.
Foster Th. D. Observation on the life history of a fingernail shell of the genus *Sphaerium*.— J. Morphol., 1932, vol. 53, N 3, p. 473—497
Gilmore R. J. Notes on reproduction and growth in certain viviparous mussels of the family Sphaeriidae.— Nautilus, 1917, vol. 31, N 1, p. 16—31.
Groenwegen J A. W Über den Bau und die Entwicklung der Bruttaschen von *Sphaerium rivicola* Lam.— Z. Morphol. Ökol. Tiere, 1926, Bd 5, H 2, S. 207—290.
Heard W H. Recent Eupera (Pelecypoda Sphaeriidae) in the United States.— Amer. Midland Naturalist, 1965, vol. 74, N 3, p. 309—317.
Heard W H. Reproduction of fingernail clams (Sphaeriidae: *Sphaerium* and *Musculium*).— Malacologia, 1977, vol. 16, N 2, p. 421—455.
Herrington H. B. A revision of the Sphaeriidae of North America (Mollusca, Pelecypoda).— Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 1962, N 118, 74 p.
Keen A. M. Family Pisidiidae Gray, 1857.— In: Treatise on Invertebrate Paleontology, ed. R. C. Moore, part N, vol 2 (of 3), Mollusca 6, Bivalvia, Lawrence, 1969, p. 669—670.
Mackie D. L. Are Sphaeriid clams ovoviviparous or viviparous?— Nautilus, 1972, vol. 92, N 4, p. 145—147
Mackie D. L., Quadri S. U., Clarke A. H. Development of brood sacs in Musculium securis.— Nautilus, 1974, vol. 88, N 4, p. 109—111.
Meier-Brook C. Intramarsupial suppression of fetal development in Sphaeriid clams.— Malacol. Rev. 1977, vol. 10, N. 1, p. 53—58.
Okada K. Some notes on *Musculium heterodon* (Pilsbry), a freshwater bivalve. II. The gill, breeding habits and marsupial sac.— Sci. rep. Tohoku imp. univ. Biology, 1935, vol. 9, N 1, p. 373—391.

Y. I. Starobogatov and A. V. Korniushin

THE CHARACTERISTICS OF THE OVOVIVIPARY AND THE TAXONOMY OF FINGERNAIL CLAMS (BIVALVIA PISIDIOIDEA SPHAERIIDAE)

A study of the characteristics of the ovovivipary of 15 species of fingernail clams from the U. S. S. R. and comparison of the data obtained with those from the literature make us conclude that besides the general relation between dimension of the mollusc and the number of its progeny there is a characteristic specific for the genera and the infrageneric groups of species which determines the number of ovisacs (brood pouches) per demibranch and the number of embryos per ovisac. These data together with the morphological ones let us establish some new subgenera within the widely distributed genera: Asiocyclas Starobogatov et Korniushin (type Sphaerium asiaticum Martens) in the genus Amesoda, Parvimusculium Starobogatov et Korniushin (type Cyclas creplini Dunker), Morimusculium Starobogatov (type Sphaerium miyadii Mori), Patagomusculium Starobogatov (type Musculium patagonicum Pilsbry) in the genus Musculium and transfer the majority of species of Sphaerium s. str (except S. corneum) to subgenus Parasphaerium. Some nomenclatorial reasons make us establish a new name Shadinicyclas Starobogatov et Korniushin (=Sphaeriastrum auct.=Cyclas auct.) for the group Sphaerium rivicola. Amesoda (Asiocyclas) falsinucleus Novikov (fig. 13), Sphaerium (Parasphaerium) kozhovi Starobogatov (fig. 16), S. (Nucleocyclas) marisminus Starobogatov (fig. 18) and Musculium (Parvimusculium) kafanovi Starobogatov (fig. 19) are described as new to science. The lectotypes are disignated for Amesoda (Asiocyclas) transversalis (fig. 10) and Sphaerium (Nucleocyclas) nitidum (fig. 17)

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

Ю. И. Галкин

К ВОПРОСУ О СКОРОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА И ГРАНИЦ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ

При биогеографических исследованиях, касающихся морских донных беспозвоночных, для определения положения ареала какого-либо вида на карту обычно наносятся все находки данного животного вне зависимости от того, когда они были сделаны, хотя сроки сборов могут различаться на многие годы или даже десятки лет. Тем самым принимается, что границы распространения данного вида остаются неизменными в течение длительного времени. Еще большие допущения производятся при стратиграфических и палеогеографических построениях, когда подразумевается, что состав и границы распространения комплексов ископаемых организмов существуют, не изменяясь значительно, на протяжении геологических отрезков времени, насчитывающих, по меньшей мере, десятки тысяч лет. На этом основании устанавливается возраст осадочных слоев и физико-географические условия, свойственные определенным эпохам.

Однако изучение многолетних фаунистических изменений, происходящих в настоящее время, показывает, что распределение морских донных животных может испытывать существенные преобразования, происходящие в течение всего лишь десятилетий или даже нескольких лет. Это обстоятельство должно, несомненно, учитываться при биогеографических, стратиграфических и палеогеографических исследованиях.

Сказанное можно подтвердить несколькими примерами изменений в распространении брюхоногих моллюсков Баренцева моря. В качестве первого из них можно рассмотреть распространение *Margarites olivaceus olivaceus* (Brown), высокобореально-арктического вида, обитающего в Баренцевом море главным образом на глубинах 5—250 м, при температурах от —1,8° до 2,0° и соленостях 34—35‰. По своему происхождению он является атлантической формой, в силу чего встречается в первую очередь в западных районах моря.

В середине прошлого столетия этот моллюск был отмечен у европейских берегов до Шотландии и юго-западной Швеции (Jeffreys, 1869). Но в настоящее время он вряд ли распространяется на юг далее Лофотенских островов, расположенных у северо-западного побережья Норвегии, т е. встречается не менее, чем на 600 миль севернее своего прежнего местонахождения.

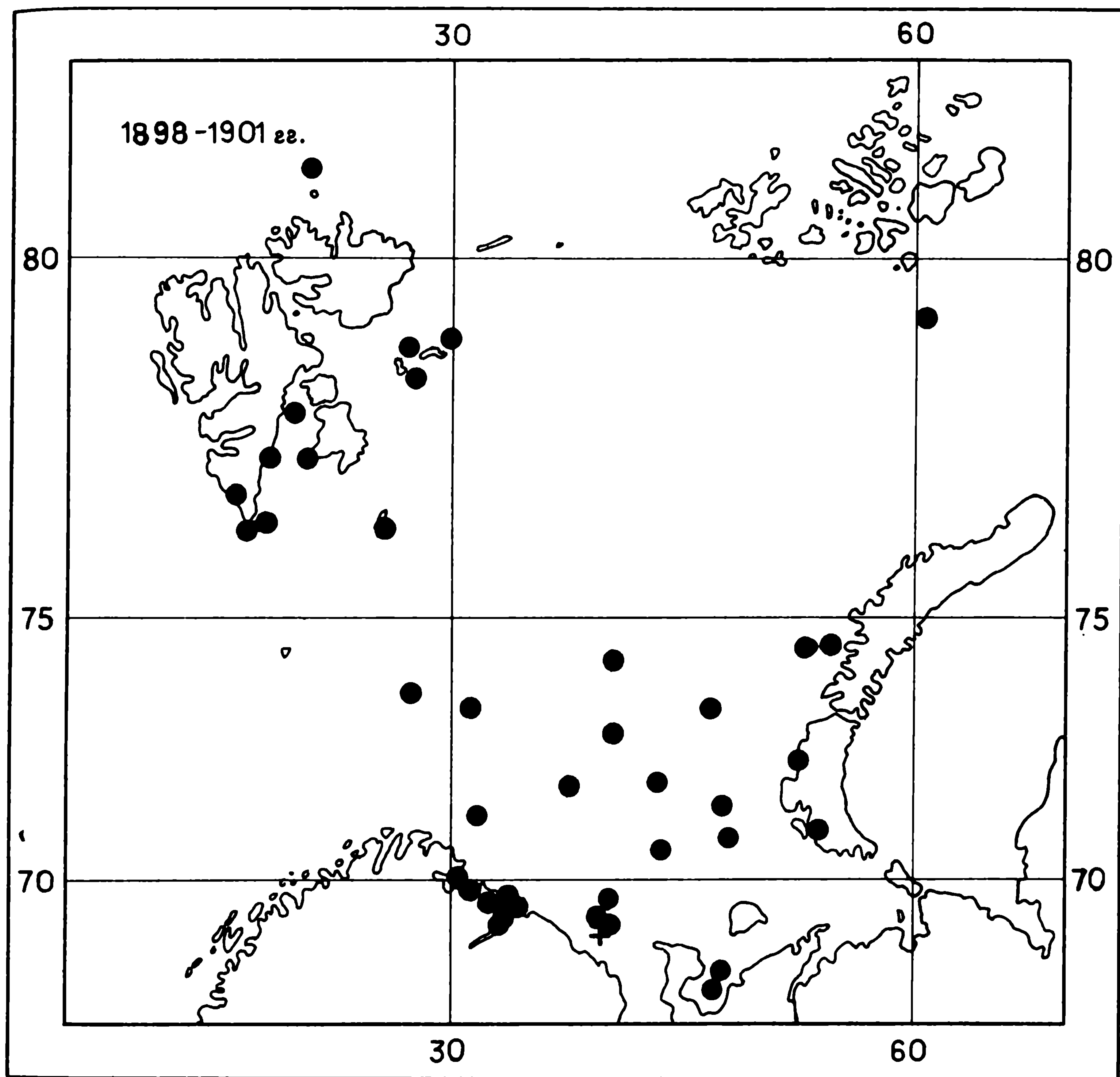


Рис. 1. Распространение *Margarites olivaceus olivaceus* в Баренцевом море в 1898—1901 гг.

Знаком (+) отмечен пустых раковин.

В Баренцевом море *Margarites olivaceus olivaceus* в холодный климатический период, во время которого были выполнены сборы 1898—1901 гг., обитал преимущественно в южной части моря, а у побережья Мурмана встречался на глубинах до 8 м (рис. 1). Затем, в 20-е годы в процессе „потепления Арктики" этот вид существенно увеличил свою численность в центральных и северных районах (рис. 2). Но при этом он отступил восточнее и севернее в юго-западной, наиболее прогреваемой части моря, а в прибрежных мурманских водах стал встречаться только на глубинах более 150 м. Дальнейшее повышение температуры, наблюдавшееся в 30-е годы, когда „потепление Арктики" достигло своего максимума, а также во время продолжительного потепления, отмечавшегося (за исключением холодных 1948, 1956, 1958 и 1963 гг.) с середины 40-х до середины 60-х годов, оказалось для *M. olivaceus olivaceus*, очевидно, уже неблагоприятным. В этот период произошло резкое сокращение

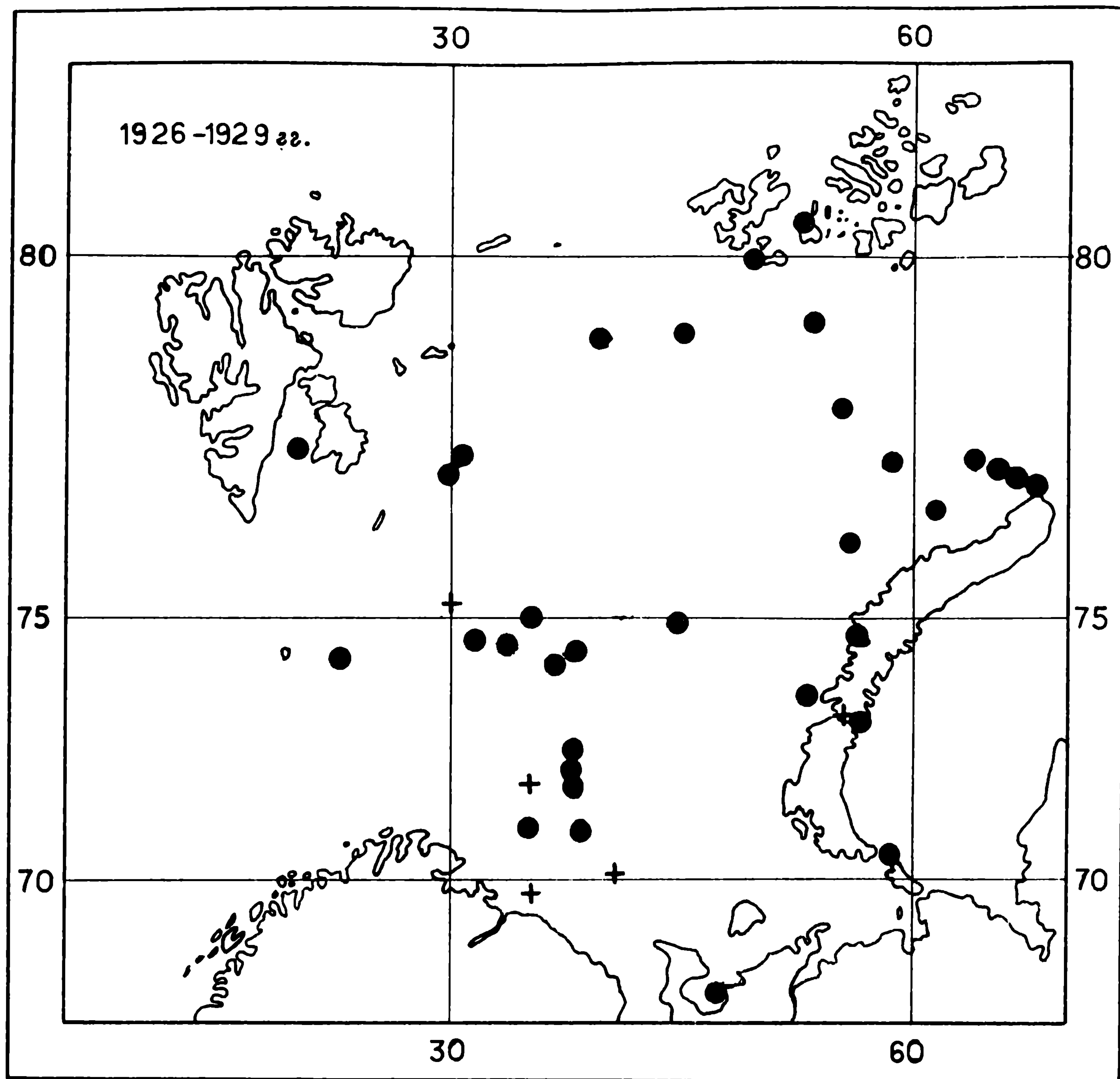


Рис. 2. Распространение *Margarites olivaceus olivaceus* в 1926—1929 гг.

его численности и изменение границ обитания. Во время съемки 1968—1970 гг. отдельные единичные находки этого моллюска были отмечены только у о. Медвежьего, в юго-восточной части моря, у Новой Земли и — в бóльших количествах — у Земли Франца-Иосифа (рис. 3). Таким образом, в течение последних ста лет, а в Баренцевом море — в продолжение всего 50 лет произошли значительные изменения численности и границ ареала этого вида, судя по которым донная фауна моря приобрела гораздо более теплолюбивый облик.

Вторым примером подобных преобразований может служить распространение *Solariella obscura* (Couthouy). Этот моллюск, имеющий тихоокеанское происхождение и вследствие этого приуроченный прежде всего к юго-восточной части моря, представлен в Баренцевом море тремя подвидами: *S. obscura obscura* (Couthouy), *S. obscura bella* (Verkrüzen) и *S. obscura intermedia* (Leche). Они в достаточной мере отличаются друг от друга по форме и скульптуре

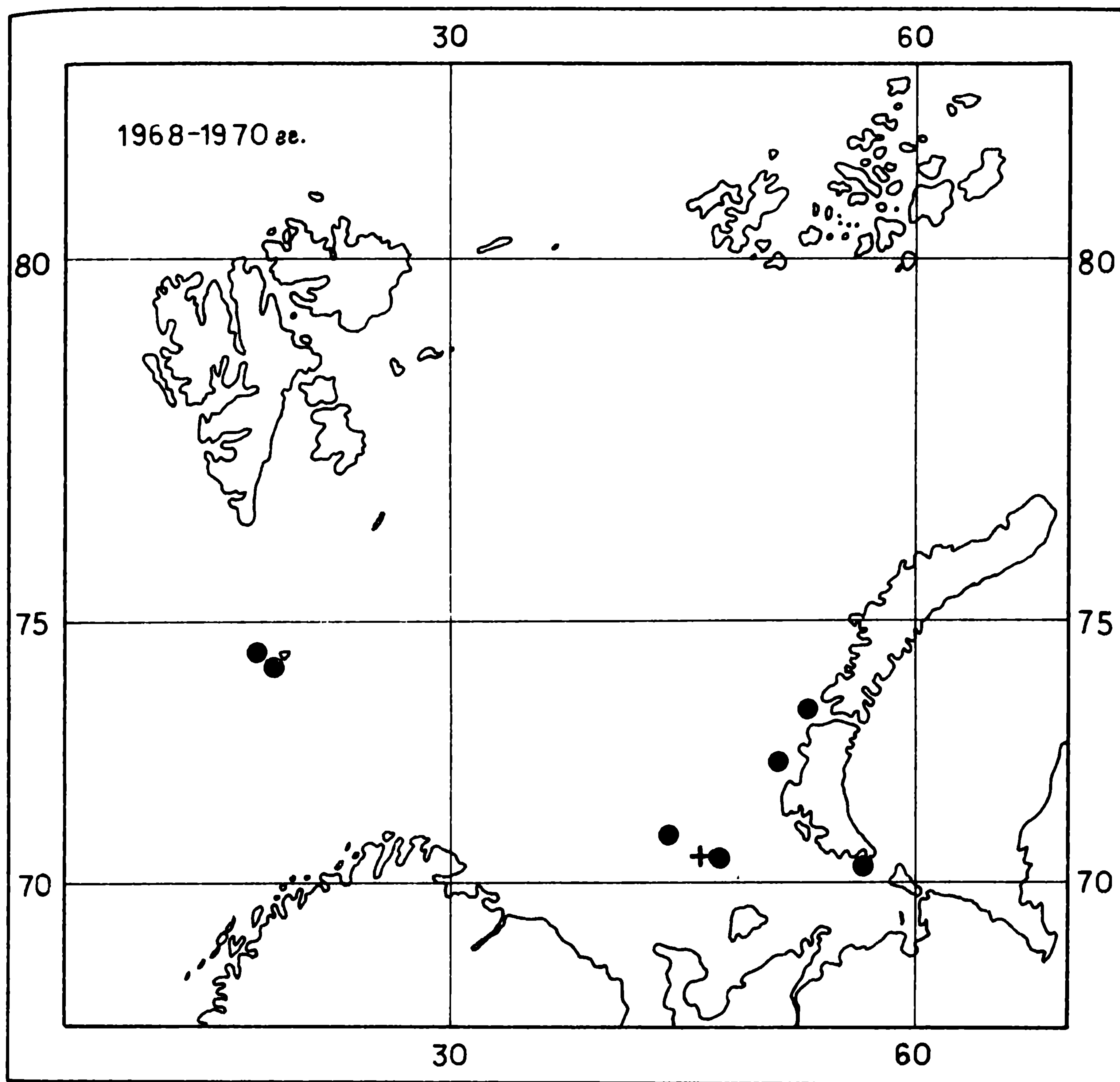


Рис. 3. Распространение *Margarites olivaceus olivaceus* в 1968—1970 гг.

раковины, вследствие чего, не имея переходных форм, их можно при обработке материалов принять за отдельные виды, а также имеют различия и по своей экологии. Бореально-арктическая *S. obscura obscura* обитает преимущественно на глубине 10—90 м, при температуре от —1,5° до 2,5° и солености 33,5—35,0‰; амфибореальная глубоководная *S. obscura bella* встречается главным образом на 150—300 м, при —1,0°—3,0° и 34,5—35,0‰; бореально-арктическая мелководная *S. obscura intermedia* предпочитает 6—30 м, при 0,0—8,0° и 31,5—33,5‰.

В холодный период 1898—1901 гг. *Solariella obscura obscura* была обычна в южных прибрежных районах моря, в том числе и у берегов Мурмана (рис. 4). В мурманских водах в небольших количествах встречалась также *S. obscura bella* и, единично, *S. obscura intermedia.* Последняя форма была довольно многочисленна в более распресненных участках в юго-восточной части моря и у Новой Земли. В центральном районе моря отмечались лишь отдель-

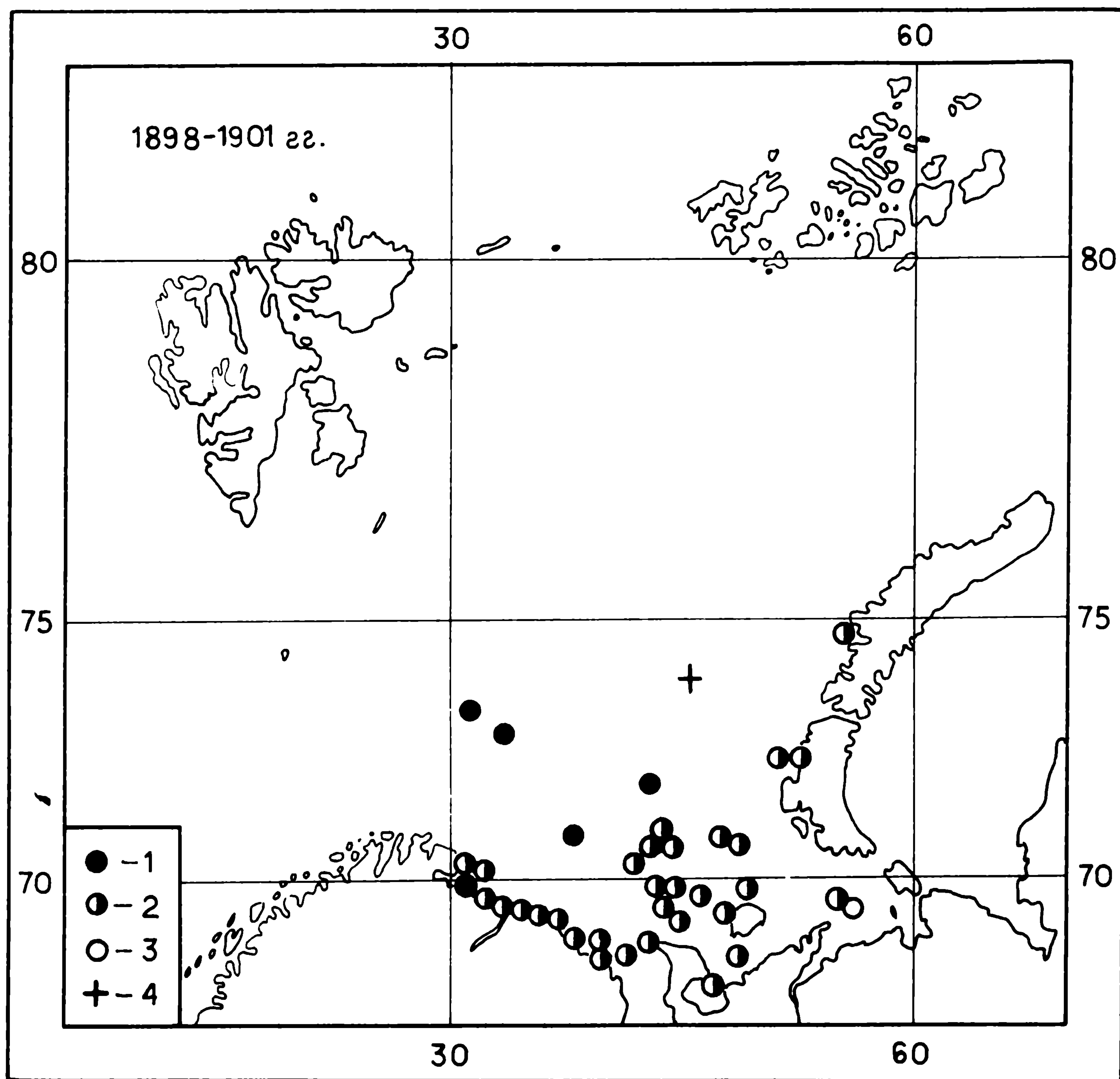


Рис. 4. Распространение *Solariella obscura* в Баренцевом море в 1898—1901 гг.

1 *S. obscura bella*; *2* — *S. obscura obscura*; *3* — *S. obsc* *intermedi* *4* раковин

ные находки *S. obscura bella*, которая не проникала севернее 73°30′ с. ш.

В таком состоянии *Solariella obscura* находилась в Баренцевом море до 20-х годов настоящего столетия, пока не началось „потепление Арктики“ Оно вызвало перемещение границ распространения *S. obscura obscura* и *S. obscura intermedia* к востоку и сокращение численности *S. obscura obscura* у берегов Мурмана, где она стала замещаться более теплолюбивой *S. obscura bella* (рис. 5). При этом частота встречаемости *S. obscura obscura* упала с 25 до 13%, а *S. obscura bella* — возросла с 2 до 11%. Значительные изменения произошли в центральной части моря, где резко увеличилось количество *S. obscura bella*, которая продвинулась на 300 миль севернее — до 78°30′ с. ш. Поскольку *S. obscura*, очевидно,

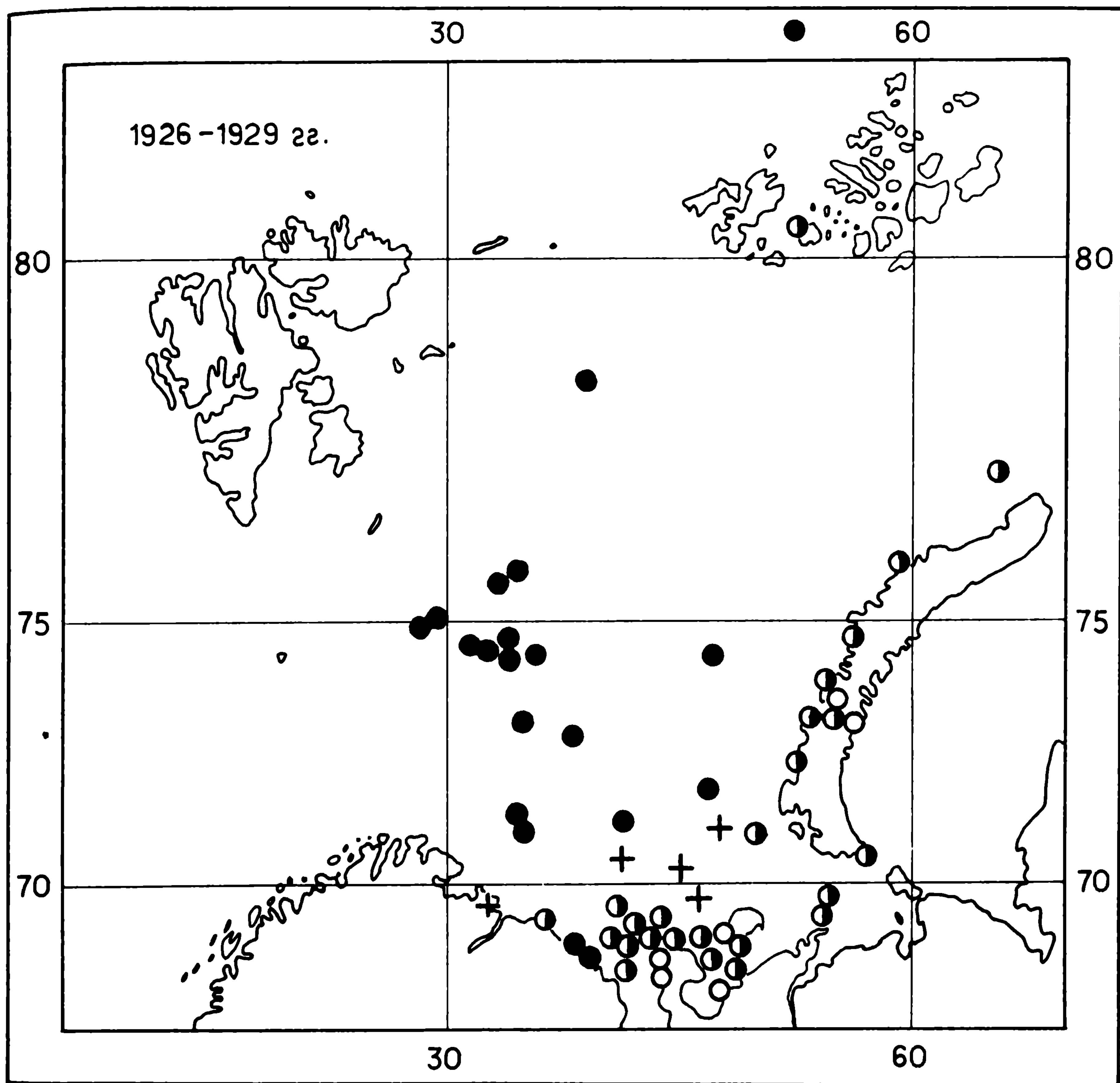


Рис. 5. Распространение *Solariella obscura* в 1926—1929 гг.
Условные обозначения как на рис 4.

имеет прямое развитие (Матевеева, 1974) и не обладает планктонной личинкой, которая могла бы переноситься течениями в новые места обитания, следует предположить, что *S. obscura bella* и ранее существовала в этих северных районах, но в очень небольших количествах. Вследствие этого она не попадала в тралы и дночерпатели, что создавало впечатление об ее отсутствии. Затем, в связи с потеплением, условия ее существования стали настолько благоприятными, что это вызвало вспышку численности, и этот моллюск стал встречаться в орудиях лова.

Дальнейшее потепление, отмечавшееся в 30-х и 40—60-х годах, произвело на *Solariella obscura*, так же, как и на *Margarites olivaceus olivaceus*, очевидно, неблагоприятное воздействие, о чем свидетельствует значительное сокращение численности, коснувшееся даже наиболее теплолюбивой *S. obscura bella*. Съемка 1968—1970 гг. показала, что этот моллюск сосредоточился в юго-восточной части

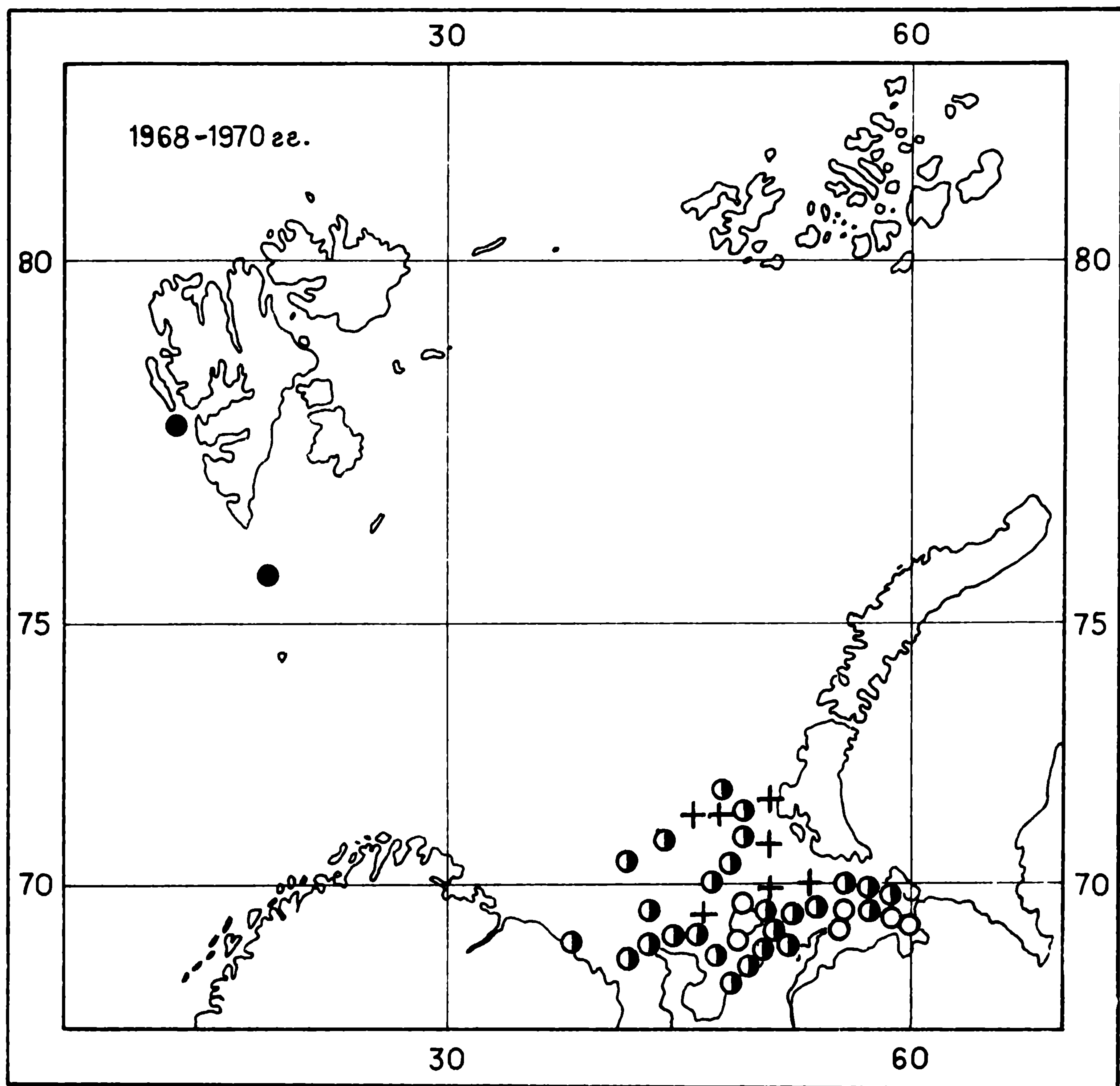


Рис. 6. Распространение *Solariella obscura* в 1968—1970 гг.
Условные обозначения как на рис. 4.

моря (рис. 6). Он очень редко встречался в прибрежных мурманских водах, а в остальных районах моря, если не считать двух находок у Шпицбергена, не была отмечена и *S. obscura bella*. Следовательно, в течение всего лишь 50—70 лет у *S. obscura* не менее трех раз менялся систематический состав и границы распространения в отдельных районах Баренцева моря. В первом случае эти показатели свидетельствовали об арктических условиях даже в западной части моря, во втором — были характерными скорее для бореального водоема, а в третьем — показывали на резкое сокращение ареала этого вида из-за подъема температуры, превысившего оптимальные пределы.

Приведенные выше примеры не являются исключением, так как подобные быстрые изменения в большей или меньшей степени свойственны, очевидно, и многим другим представителям донной фауны

Баренцева моря, что, несомненно, и будет показано дальнейшими исследованиями.

ЛИТЕРАТУРА

Матвеева Т А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей.— В кн.: Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Исслед. фауны морей, т. 13(21), Л., 1974, с. 65—190.

Jeffreys J. G. British conchology, or an account of the Mollusca wich new inhabit the British Isles and the surrounding. Vol. 5. Marine shells and naked Mollusca to the end of the Gastropoda, the Pteropoda, and Cephalopoda, with a supplement and other matter, concluding the work. London, 1869, 259 p., 102 pls.

Yu. I. Galkin

ABOUT OF THE VELOCITY OF CHANGES OF THE PROPERTIES OF THE DISTRIBUTION BORDERS OF MARINE MOLLUSCS

The changes in the distribution of *Margarites olivaceus* and *Solariella obscura* during the last 50—70 years within the Barents sea are discussed. The second species, represented in the sea by 3 subspecies, is analysed also for each subspecies. It is demonstrated that changes of temperature during the intervals of decades of years lead to change of the distribution borders and abundance of molluscs. These phenomena are characteristic also of other benthic animals, which makes everybody take them into consideration in biogeographical and palaeogeographical studies.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

В. В. Хлебович, А. Ю. Комендантов

НИЗКАЯ ОСМОТИЧЕСКАЯ КОНЦЕНТРАЦИЯ КРОВИ КАК ОБЩЕЕ СВОЙСТВО ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ, ПРОНИКАЮЩИХ В ПРЕСНЫЕ ВОДЫ

В докладе на симпозиуме по классификации солоноватых вод, происходившем в Венеции, Бидлом (Beadle, 1959) было обращено внимание на то обстоятельство, что пределом распространения в сторону опреснения морских пойкилоосмотических видов оказывается обычно соленость около 5‰. При меньшей солености могут существовать только формы с гиперосмотической регуляцией, при этом осмотическое давление их внутренней среды („внутренняя соленость") не бывает ниже соленостного эквивалента тех же 5‰. Это важное для экологической физиологии гидробионтов заключение предложено было именовать правилом Бидла (Хлебович, 1974) При этом было указано на существование ряда исключений из упомянутого правила: наиболее значительные отклонения от постулированной Бидлом закономерности отмечались у пресноводных двустворчатых моллюсков унионид и брюхоногих переднежаберных. В условиях обитания в естественной среде осмолярность крови этих моллюсков была в 2—4 раза меньшей, чем ожидалось в соответствии с правилом Бидла.

К настоящему времени число видов бивальвий, у которых в пресной или почти пресной воде показатели осмолярности крови оказываются ниже соленостного эквивалента 5‰, значительно возросло. Важно отметить, что среди них, кроме унионид, для которых чрезвычайно „жидкая" кровь отмечалась еще Дювалем (Duval, 1925), встречаются представители многих других семейств. Расширился список таких форм и среди унионид.

Ниже мы приводим данные, оказавшиеся доступными из литературы, а также наши оригинальные о величине осмотического давления крови тех двустворчатых моллюсков, которые живут постоянно или могут длительно в природе или эксперименте выживать при солености ниже критической вплоть до пресной воды. Семейства двустворчатых моллюсков даются по Я. И. Старобогатову (1970) и О. А. Скарлато, Я. И. Старобогатову (1979). Осмотическое давление крови или внешней среды, выражаемое обычно в депрессии (температура замерзания раствора) или в осмолярности, может быть представлено в виде «внутренней солености» при помощи таблицы (Хлебович, 1974). Там, где это специально не оговорено, уровень достоверность — 95%.

Семейство Unionidae

Нами исследовалось осмотическое давление крови четырех видов из Куршского залива (Хлебович и др., 1983). У акклимированных к воде депрессией —0,06 — —0,07° и температурой 20° моллюсков депрессия крови была (p=99%):

Anodonta piscinalis Nilsson, 1823	—0,11±0,015°
A. ponderosa Pfeiffer, 1855	—0,09±0,012°
Unio tumidus Philipsson, 1788	—0,08±0,012°
U. conus Spengler, 1793	—0,08±0,012°

Это соответствует „внутренней солености“ 1,4—1,9‰. Полученные нами данные близки имеющимся материалам по осмотической регуляции крови других унионид (Duval, 1925; Florkin, Duchâteau, 1948; Potts, Parry, 1964 и др.)

Семейство Hyriidae

Hyridella australis Lamarck, 1819: депрессия крови моллюсков, содержавшихся в пресной воде, была —0,16±0,02° (Hiscock, 1953), что соответствует „внутренней солености“ 1,8‰.

Семейство Margaritiferidae

Margaritana margaritifera (Linné, 1758) из слабоминерализованных речек северной Карелии имели депрессию крови — 0,08° (Хлебович, 1974). Североамериканский вид *Schalienaia hembeli* (Conrad, 1838) характеризуется кровью осмолярностью 38 мОсМ (Dietz, 1979), что соответствует депрессии —0,07° и „внутренней солености“ 1,2‰.

Семейство Dreissenidae

Dreissena polymorpha Pallas, 1771 Куршского залива после акклимации к воде минерализацией 1,9 мОсМ и температуре +2 и +10° имели осмотическую концентрацию крови соответственно 54±10 и 70±5 мОсМ (Комендантов и др., 1985), что изоосмотично солености 1,8±0,3‰ и 2,3±0,2‰. Следует отметить, что для моллюсков из дельты Волги Г М. Беляевым (1951) отмечалась более высокая концентрация осмотически активных веществ крови — депрессией —0,25° (соответствует „внутренней солености“ 4,7‰). В то же время исследованные нами моллюски оказались близкими по этому показателю животным из других районов бассейна Балтийского моря, исследованным Роттхауве (Rotthauwe, 1958).

Семейство Corbiculidae

Широко распространившаяся по пресным водоемам США *Corbicula manilensis* Philippi, 1841 имеет осмотическую концентрацию

Таблица 1

Осмолярность крови у двух подвидов *Macoma balthica*, акклимированных к разной солености и температуре

Соленость воды, ‰	Осмотическая концентрация крови, мОсМ		
	+2°	+10°	+25°
	ssp. *balthica* (L)		
0,92	90±5,4	—	—
2,02	106±5,4	116±34,5	—
3,31	124±4,9	134±5,4	—
4,23	153±5,2	164±11,3	178±5,4
	ssp. *takahokoensis* Yamamoto et Habe, 1959		
0,92	29±4,9	47±10,8	—
2,20	66±4,3	73±3,1	83±4,8
3,13	93±5,8	95±3,1	104±5,5

крови в естественных или близких к ним условиях 53—61 мОсМ (Gainey, Greenberg, 1977; Deaton, 1979; Гринберг, Дитон, 1981), что соответствует „внутренней солености“ 1,7—2,0‰.

C. japonica Prime, 1864 из эстуария р. Гладкой, впадающей в залив Посьета, после акклимации к воде Куршского залива, разбавленной в 10 раз дистиллированной (до Δ=—0,006°), имела в этих условиях минерализацию крови, соответствующую в среднем при депрессии —0,07° солености 1,3‰ (Комендантов, 1984).

Corbiculina ferganensis (Cursalova et Starobogatov, 1971) из среднеазиатских каналов после акклимации к воде Куршского залива депрессией —0,07°, по нашим данным, имели депрессию крови —0,08° („внутренняя соленость“ около 1,4‰).

Семейство Pisidiidae

Sphaerinova transversa Say, 1829 из пресной воды искусственного водоема, по данным Дитца (Dietz, 1979) имел нормальный показатель осмотической концентрации крови равным 45 мОсМ, что соответствует „внутренней солености“ 1,5‰.

Amesoda scaldiana Nordmand, 1844 из пресных прудов Куршской косы после 5 суток акклимации к воде Куршского залива (Δ=—0,07°) имели депрессию крови —0,11±0,025° соленостный эквивалент 2,0±0,4‰ (Хлебович, Комендантов, 1983)

Семейство Tellinidae

Нами (Комендантов и др., 1985) определялась осмотическая концентрация крови у представителей двух подвидов *Macoma balthica* (Linné, 1758) после их акклимации к средам разной солености и температуры. Часть данных, относящихся к животным, содержавшимся при солености ниже 5‰, мы приводим ниже.

Если напомнить, что соленость 5‰ изоосмотична 153 мОсМ, то станет очевидным, что „внутренняя соленость“ моллюсков, акклими-

рованных к средам ниже 3‰, оказывается значительно ниже значений критической солености. Попутно отметим, что по уровню осмотической регуляции оба подвида весьма существенно различаются, что, очевидно. связано с далеко зашедшей дивергенцией между балтийскими и дальневосточными моллюсками.

Семейство Mactridae

Rangia cuneata (Sowerby, 1831) — эстуарный североамериканский вид, способный проникать далеко в реки. У моллюсков, обитавших в р. Сопеоппи (Флорида), осмотическая концентрация крови достигала 40,8 мОсМ (Гринберг, Дитон, 1981), что соответствует „внутренней солености“ 1,3‰.

Семейство Myidae

В наших экспериментах балтийские *Mya arenaria* Linné, 1758 с побережья Паланги акклимировались при температуре около 10° к морской воде депрессией —0,08° (соленость около 1,5‰) Депрессия крови акклимированных моллюсков равнялась — 0,16±±0,02°, что изоосмотично морской воде соленостью 2,8±0,4‰.

Семейство Ostreidae

Устрица из солоноватой части Панамского канала *Ostrea palmula* Carpenter, 1856 в лабораторных условиях выдерживала опреснение вплоть до 55 мОсМ. Осмотическое давление крови моллюска в этих условиях оказалось равным внешней среде — тоже 55 мОсМ, что соответствует солености 1,8‰ (Гринберг, Дитон, 1981).

Семейство Septiferidae

Limnoperna fortunei Dunker, 1856 из системы водоснабжения Гонконга, т. е. обитающая в совершенно пресной воде, имеет в этих условиях осмотическую концентрацию крови 48 мОсМ (данные Гринберга и Чана из: Гринберг, Дитон, 1981). Эта величина осмолярности соответствует „внутренней солености“ около 1,6‰.

Все рассмотренные здесь известные нам виды двустворчатых моллюсков, проникших или способных во взрослом состоянии акклимироваться в водах низкой минерализации, ограничены лишь формами, для которых известен уровень осмолярности их крови в этих условиях. Несмотря на то, что таких форм сравнительно немного, приведенный обзор показывает, что в сторону пресных вод проникают представители самых разных семейств двустворчатых моллюсков. Те виды, которые полностью колонизовали пресные воды или более пресную часть олигогалинных вод, сделали это в разное время. В соответствии с Я. И. Старобогатовым (1970) формы из нашего списка могут быть отнесены к палеолимническим (сем. Pisidiidae), α-мезолимническим (сем. Unionidae, Hyriidae, Margaritiferidae),

γ-мезолимническим (сем. Dreissenidae и неолимническим (сем. Corbiculidae). Кроме того, в наш обзор включены виды, которые не смогли полностью на всех стадиях жизненного цикла обитать в пресной или почти пресной воде. Такие формы, освоившие пресную среду во взрослом состоянии, но нуждающиеся для развития личинок в воде соленостью обычно выше 5‰, получили название „физиологически пресноводных“ (Хлебович, 1974; Хлебович, Комендантов, 1985). К таким мы относим, в частности, *Rangia cuneata*, имеющую именно такие характеристики (Otto, Pierce, 1981). Наконец, есть основания считать, что в основе осмотической регуляции, давшей возможность двустворчатым моллюскам проникнуть в пресные воды, лежат существенно различающиеся в зависимости от таксономической принадлежности животных формы ионной регуляции (Гринберг, Дитон, 1981).

Несмотря на таксономическое разнообразие, разновременность вселения и эколого-физиологические различия, практически все двустворчатые моллюски, освоившие или осваивающие сильно распресненные воды, характеризуются чрезвычайно низкой осмотической концентрацией крови, являя собой четкое исключение из упомянутого правила Бидла. Очевидно, в самой организации Bivalvia имеется нечто такое, что дает возможность этим животным при обитании в пресной воде распреснять свою внутреннюю среду в значительно большей степени, чем это делает подавляющее большинство видов других таксономических групп.

Можно предполагать, что эта особенность связана с сильным развитием у двустворчатых моллюсков жабр, что увеличивает относительную поверхность тела и, вместе с тем, диффузионные потери солей. В пользу этого предположения свидетельствует такая же низкая осмотическая концентрация крови у имеющих жабры переднежаберных пресноводных брюхоногих и, наоборот, соответствие правилу Бидла лишенных жабр легочных брюхоногих.

Однако почти такие же низкие значения осмотической концентрации жидкостей внутренней среды, как у пресноводных и солоноватоводных Bivalvia, отмечаются у физиологически пресноводных эстуарных полихет семейства Nereidae (Oglesby, 1965; Хлебович и др., 1983), лишенных жабр. Важно отметить, что потомки полихет — олигохеты, как об этом можно судить по накопившейся литературе, правилу Бидла соответствуют полностью.

В связи с изложенным можно поставить вопрос о том что первично при освоении пресных вод — соответствие правилу Бидла или исходное его „нарушение“ с последующим, по мере совершенствования осморегуляторных механизмов, повышением „внутренней солености“ до оптимальных для биохимических процессов величин выше 5‰. Что касается двустворчатых моллюсков, то они, очевидно, пошли по второму пути, но остановились на его первом этапе. Препятствием для дальнейшего повышения „внутренней солености“ в этой группе служат, вероятно, высокая относительная поверхность жабр, которые у большинства форм несут не только дыхательную функцию, но, кроме того, обеспечивают фильтрационное питание.

ЛИТЕРАТУРА

Беляев Г М. Осмотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных в водоемах различной солености.— Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., 1951. т. 3, с. 92—139.

Гринберг М. Дж., Дитон Л. И. Возможные физиологические основы для филогенетического и зоогеографического распределений двустворчатых моллюсков в олигогалинных и пресных водах.— В кн.: Физиология и биохимия адаптаций морских животных (Матер. XIV Тихоокеанского научного конгресса, Хабаровск, 1979 г Секция „Морская биология" вып. 3) Владивосток, 1981. с. 100—113.

Комендантов А. Ю. Осморегуляторные способности *Corbicula japonica* (Bivalvia, Corbiculidae) в воде различной солености. Зоол. журн. 1984, т. 63, № 5, с. 769—771.

Комендантов А. Ю., Хлебович В. В., Аладин Н. В. Некоторые особенности осмотической и ионной регуляции двустворчатых моллюсков в зависимости от факторов среды.— Экология, 1985. № 5, с. 39—46.

Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. О системе подотряда Mytileina (Bivalvia).— В кн.: Моллюски. Основные результаты их изучения. Л., 1979, с. 22—25.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л., 1970. 372 с.

Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974, с. 235.

Хлебович В. В., Комендантов А. Ю. Низкая осмотическая концентрация гемолимфы как общее свойство двустворчатых моллюсков, проникших в пресные воды.— В кн.: Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Л., 1983, с. 224—225.

Хлебович В. В., Комендантов А. Ю. О физиологически пресноводных беспозвоночных морского происхождения.— Журн. общ. биол. 1985, т. 46. № 3, с. 331—335.

Хлебович В. В., Аладин Н. В., Комендантов А. Ю. О видовой специфичности уровня осмотической регуляции у Unionidae.— В кн.: Моллюски Систематика, экология и закономерности распространения. Л., 1983, с. 226.

Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., Яковишина Л. А. Осмотическая регуляция у *Lycastopsis augeneri* и *Tylorrhynchus heterohaetus* (Polychaeta, Nereidae) в водах различной солености.— Зоол. журн. 1983, т. 62, № 5, с. 796—799.

Beadle L. C. Osmotic and ionic regulation in relation to the classification of brackish and inland saline waters.— Archiv. oceanogr. limnol., 1958, vol. 11, suppl., p. 143—150.

Deaton L. E. Ionic regulation in brackish and freshwater molluscs. Ph. D. Dissertation. Tallahassee; Florida State University. 1979.

Dietz T. H. Uptake of sodium and chloride by freshwater mussels.— Canad.— J. Zool., 1979, vol. 57, p. 156—160.

Duval M. Recherches physico-chimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques.— Ann. Inst. Océanogr. Monaco, 1925. N. S. t. 2, fasc. 3, p. 233—407.

Florkin M., Duchâteau Ch. Sur l'osmorégulation de l'anodonte.— Physiol. compar. 1948, vol. t. 1, p. 29—45.

Gainey L. F., Greenberg M. J. Physiological basis of the species abundance-salinity relationship in molluscs: a speculation.— Marine Biol., 1977, vol. 40, p. 41—49.

Hiscock I. D. Osmoregulation in Australian freshwater mussels.— Austr.— J. Marin. Freshw. Res., 1953, vol. 4, p. 317—342.

Oglesby L. Steady-state parameters of water and chloride regulation in estuarine nereid polychaetes.— Compar. Biochem. Physiol., 1965, vol. 14, p. 621—640.

Potts W T W., Parry G. Osmotic and ionic regulation in animals. Oxford, Pergamon Press, 1964. 423 p.

Rotthauwe H.-W Untersuchungen zur Atmungsphysiologie und Osmoregulation bei *Mytilus edulis* mit einem kurzen Anhang über die Blutkonzentration von *Dreissensia polymorpha* in Abhängickeit vom Elektrolytgehalt des Aussenmediums.— Veroff. Inst. Meeresuntersuch. Bremerhaven. 1958. Bd. 5, H 2, S. 143—159.

V. V. Khlebovich, A. Yu. Komendantov

LOW OSMOTIC CONCENTRATION OF BLOOD AS A GENERAL CHARACTERISTIC OF BIVALVIA FROM FRESH AND OLIGOHALINE WATERS

All known Bivalvia from fresh and diluted oligohaline waters are characterized by very low osmotic concentration of their blood as compared to the majority of other animals. In this respect they demonstrate an evident exception from the „Beadle's law“ which postulates as normal the value of osmotic concentration of internal medium of freshwater animals not lower than the salinity equivalent to about 5‰. It is supposed that the strong dilution of their blood was the primary step in colonization of fresh waters in some groups of invertebrates. The Bivalvia stopped at this first step in relation to their great development of the gill apparatus and the corresponding great salt loss as a result of diffusion.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

О. Н. Мандрыка

К ВОПРОСУ О РОСТЕ PATINOPECTEN YESSOENSIS (JAY) И CRENOMYTILUS GRAYANUS (DUNKER) (MOLLUSCA, BIVALVIA) В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

Исследователи морских двустворчатых моллюсков все большее внимание уделяют росту особей популяций отдельных видов (Голиков, 1976; Авдеева-Марковская, 1979; Садыхова, 1983). Такие данные могут быть получены либо на основании средних значений размеров организмов, возраст которых нетрудно определить по структуре раковины (Краснов и др., 1979; Селин, Понуровский, 1981; Мандрыка и др., 1983; Понуровский, Силина, 1983), либо выделением возрастных групп на гистограммах размерного состава методом „вероятностной бумаги" (Тибилова, Брегман, 1979; Мандрыка, 1979).

Существенно, что кривые описывающие рост индивидуумов и рост некой „средней особи" в популяции не совпадают (Мина, Клевезаль, 1976). Как известно, индивидуальные приросты раковин двустворчатых моллюсков носят периодический характер (Золотарев, Краснов, 1974; Тибилова, Брегман, 1975; Силина и др., 1976; Золотарев, Селин, 1983). На кривых же, построенных по изменениям средних значений размера животного, эта неравномерность сглаживается. Тем не менее, в рамках экологического подхода к процессу роста перспективными представляются исследования, выполненные на популяционном уровне.

Однако пределы внутривидовой изменчивости скорости роста изучались лишь у пресноводных двустворчатых моллюсков (Алимов, 1981). На морских Bivalvia подобные сопоставления проводились на таксонах более высокого ранга (Золотарев, 1982; Садыхова, 1983).

Целью данной работы является анализ размаха изменений скорости роста у двух массовых видов морских двустворчатых моллюсков — приморского гребешка *Patinopecten yessoensis* (Jay) (Pectinida, Pectinidae) и мидии Грея — *Crenomytilus grayanus* (Dunker) (Mytilida, Mytilidae). Аппроксимация исходных данных по линейному росту животных за длительные отрезки времени уравнением Берталанфи (Bertalanffy, 1938) позволяет получить характеристики процесса роста, которые, по мнению А. Ф. Алимова (1981), можно использовать для диагностики видов наравне с морфологическими признаками. Кроме того, нами была сделана

попытка извлечь дополнительную информацию из традиционных уравнений линейного роста Берталанфи путем более подробного их сопоставления, чем это делалось до сих пор (Андреев, 1979; Селин, 1980)

Материал и методика

Материалом для работы послужили ранее опубликованные данные автора по линейному росту приморского гребешка и мидии Грея, обитающих в северо-западной части Японского моря. Сборы *P. yessoensis* проводились в 1975 г. от б. Халовей в заливе Посьета до залива Ольги; обследовано 5 популяций. Мидии были отобраны в 1977 г. с 5 станций в заливе Посьета (в том числе и из обрастаний). Для получения исходных данных по линейному росту у *P. yessoensis* промерялась высота, а у *C. grayanus*, вследствие смещения макушки к переднему концу,— длина раковины. Обозначим этот линейный размер в целях единообразия через l.

Количество, численность возрастных групп и модальные размеры одновозрастных особей гребешка определяли графическим методом „вероятностной бумаги" (Harding, 1949; Cassie, 1954). Возраст мидии устанавливали по сезонным изменениям соотношения основных слоев на спиле раковины (Золотарев, 1974 а, б). Для линейного роста функция Пюттера-Берталанфи передается следующей формулой (Винберг, 1966):

$$l_t=[L_\infty^{b-a}-(L_\infty^{b-a}-l_0^{b-a})e^{(b-a)kt}]^{1/(b-a)},$$

где l_t — линейный размер в возрасте t; l_0 — начальный размер (расчетная величина); L_∞ — теоретический максимальный линейный размер; $(b-a)$, k — константы; e — основание натуральных логарифмов.

Величину L_∞ вычисляли графическим методом Вальфорда (Walford, 1946); значение константы $(b-a)$ для приморского гребешка было взято из литературы (Тибилова, Брегман, 1975), а для мидии Грея получено экспериментально (Краснов и др., 1979).

Уравнения линейного роста Пюттера-Берталанфи (Винберг, 1966), приведенные в наших предыдущих статьях (Мандрыка, 1979; Краснов и др., 1979; Мандрыка и др., 1983), имели следующий вид (табл. 1).

В настоящей работе проводилось сравнение уравнений посредством ЭВМ друг с другом для каждого из видов. Определялись теоретические линейные размеры раковины на всех годах жизни, после чего проверялась гипотеза о равенстве математических ожиданий двух генеральных совокупностей l_{ik}, l_{jk} (Аксенов и др., 1974). До применения данной методики вычислений проверялась гипотеза об отсутствии значимых различий между дисперсиями. Величины t_{ijk} и S рассчитывали по формулам:

$$t_{ijk}=(l_{ik}-l_{jk})\ /\ S\sqrt{1/n_i+1/n_j}, \qquad S=\sqrt{(v_i s_i^2+v_i s_j^2)\ /\ (v_i+v_j)};$$

Таблица 1

Линейный рост приморского гребешка и мидии Грея

Местообитание	Уравнение роста
	Patinopecten yessoensis
Бухта Халовей	$l_т=(19{,}5-17{,}0\ e^{-0{,}293t})^{0{,}975}$
Бухта Западная	$l_t=(23{,}8-23{,}5\ e^{-0{,}286t})^{0{,}975}$
Озеро Второе	$l_t=(18{,}8-17{,}8\ e^{-0{,}326t})^{0{,}975}$
Бухта Соколовская	$l_t=(20{,}8-18{,}2\ e^{-0{,}257t})^{0{,}975}$
Залив Ольги	$l_t=(21{,}0-20{,}2\ e^{-0{,}264t})^{0{,}975}$
	Crenomytilus grayanus
Мыс Крейсерок	$l_t=(12{,}2-10{,}7\ e^{-0{,}027t})^{1{,}11}$
Бухта Витязь (валуны)	$l_t=(12{,}7-10{,}9\ e^{-0{,}045t})^{1{,}11}$
—»—	$l_t=(9{,}8-9{,}7\ e^{\ 0{,}100t})^{1{,}11}$
Бухта Витязь (обрастания)	$l_t=(9{,}0-7{,}6\ e^{-0{,}147t})^{1{,}11}$
—»—	$l_t=(13{,}0-10{,}8\ e^{-0{,}088t})^{1{,}11}$

где i, j — номер выборки; k — возраст в годах; l_{ik}, l_{jk} — линейный размер (см) в возрасте k; n_i, n_j — численность размерно-возрастного класса; s_i^2, s_j^2 — опытные дисперсии; S — оценка стандартного отклонения σ по результатам двух выборок; v_i, v_j — число степеней свободы.

Величина t_{ijk} сравнивалась с критическим значением по таблице распределения Стьюдента при 5% уровне значимости.

В целях установления диапазона внутривидовой изменчивости процесса роста приморского гребешка и мидии Грея привлечены литературные сведения, которые были обработаны единым образом для получения параметров уравнения Берталанфи.

Результаты

Аппроксимация размерных значений по нескольким годам единым уравнением Пюттера-Берталанфи позволяет экстраполировать *S*-образную кривую на весь период роста моллюсков. Поскольку численность особей последовательных поколений в популяциях *P. yessoensis* изменчива, а в большинстве скоплений *C. grayanus* трудно встретить экземпляры всех возрастов, данный подход делает возможным определить средние размеры раковины в любом возрасте и сравнить темпы роста моллюсков в разных экологических условиях.

Расчет показал, что варьирование линейных размеров раковины приморского гребешка внутри возрастных групп очень невелико. Доверительные интервалы узки и часто лежат в пределах ошибки средней. Коэффициент вариации высоты раковины ни в одной из выборок не доходит до 10% (табл. 2).

Модальные значения размера раковины *P yessoensis* совпадают с теоретическими точками на кривых (рис. 1, *А—Д*). Во всех популяциях, кроме б. Западной, кривые линейного роста гребешка очень близки (рис. 1, *Е*) и практически могут быть объединены.

Подробное сравнение между собой уравнений линейного роста *P yessoensis* по теоретическим значениям размера раковин на каждом

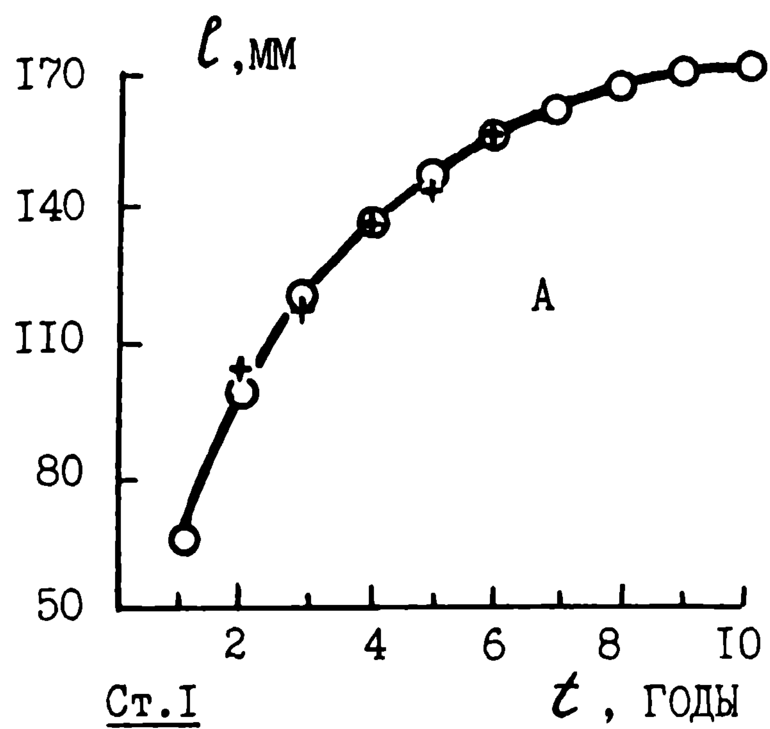
Таблица 2

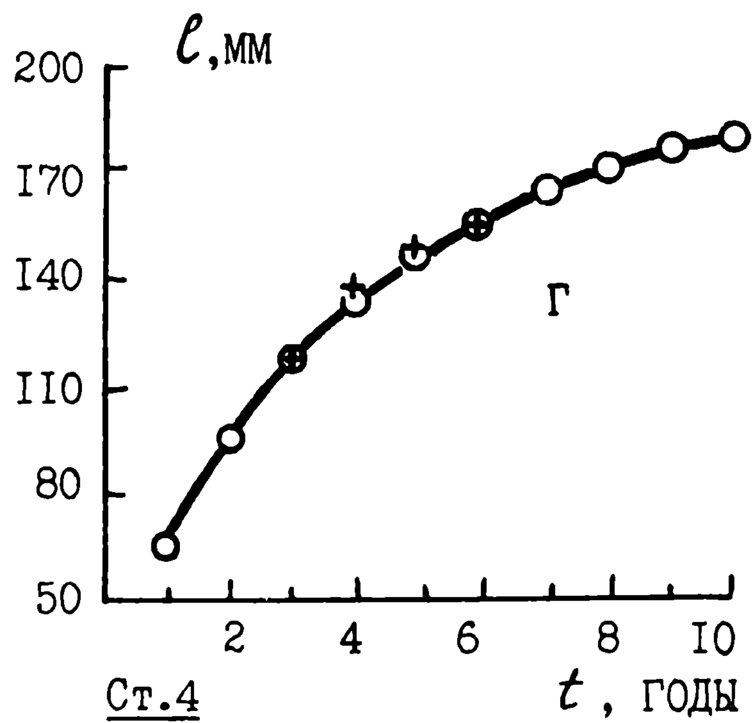
Варьирование модальных размеров раковины приморского гребешка в возрастных группах

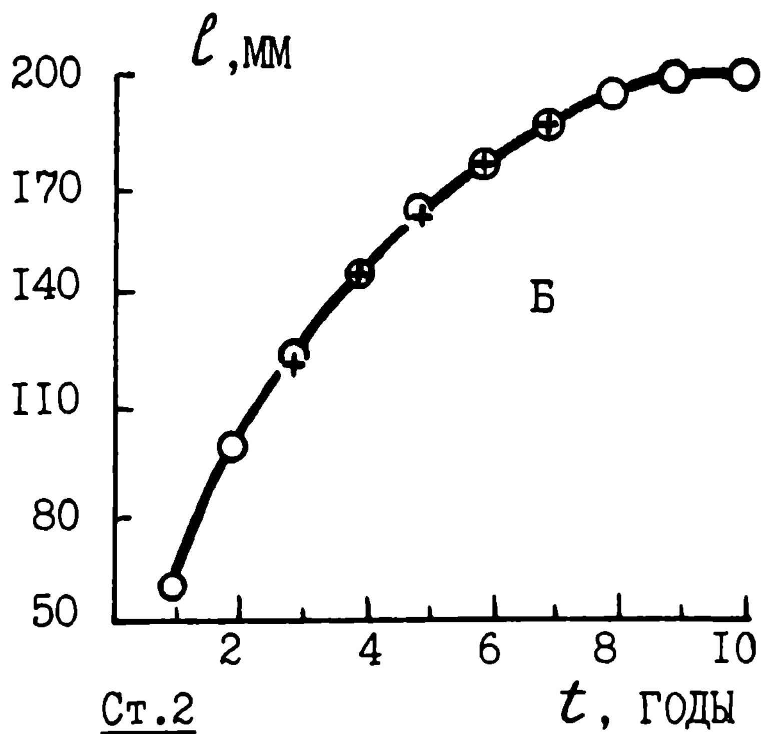
Станция	Возраст, годы	Изменчивость высоты раковины: доверительный интервал (мм) при уровне вероятности $P=0{,}95$	$P=0{,}99$	ошибка средней, мм	коэффициент вариации, %
Ст. 1 б. Халовей	2	98±4,2	98±6,0	1,9	6,4
	3	115±2,8	115±3,7	1,4	8,7
	4	132±2,4	132±3,2	1,2	6,4
	5	145±1,2	145±1,6	1,6	3,8
	6	153±1,4	153±1,9	1,7	2,4
Ст. 2 б. Западная	3	118±1,5	118±2,0	0,8	4,2
	4	146±2,9	146±3,9	1,4	5,5
	5	165±1,0	165±1,3	1,5	3,0
	6	177±1,3	177±1,7	0,6	2,4
	7	183±2,2	183±3,1	1,0	2,0
Ст. 3 оз. Второе	2	87±2,4	87±3,2	1,2	8,6
	3	115±4,3	115±5,9	2,1	8,7
	4	131±1,1	131±1,4	0,5	4,2
	5	143±1,1	143±1,4	0,6	3,5
	6	152±2,7	152±3,7	1,3	4,1
Ст. 4 б. Соколовская	3	117±4,6	117±7,0	1,9	4,3
	4	138±1,5	138±1,3	0,5	2,2
	5	149±0,9	149±1,2	0,5	4,0
	6	158±1,5	158±2,1	0,8	3,2
Ст. 5 зал. Ольги	2	76±2,8	76±3,8	1,3	6,6
	3	—	—	—	—
	4	120±3,6	120±4,8	1,7	6,7
	5	137±1,1	137±1,5	0,6	3,6
	6	154±2,3	154±3,1	1,2	4,5
	7	168±1,4	168±1,8	0,7	5,4

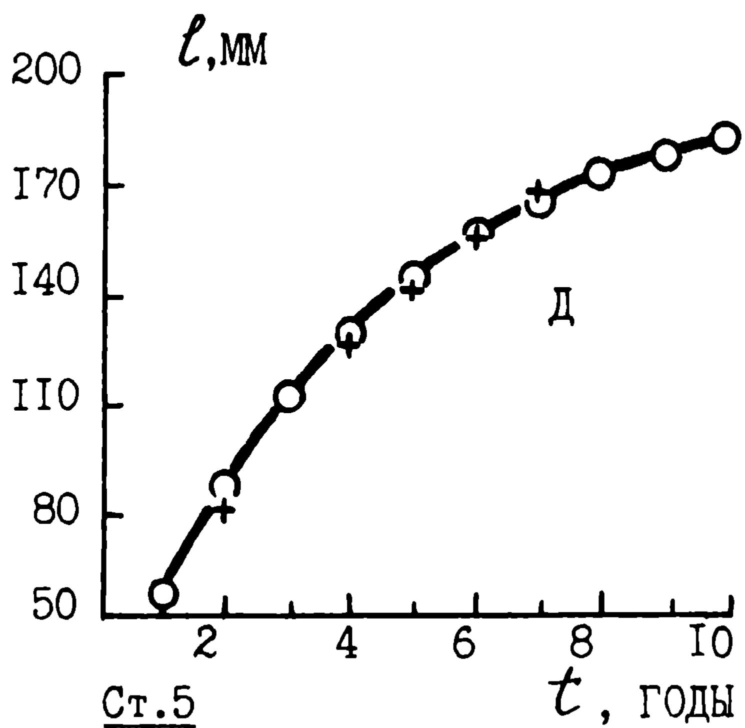
году жизни с вероятностью $P=0{,}95$ показало, что его рост в различных экологических условиях сходен. Достоверные различия параметров роста наблюдались с 6-го года у гребешков из б. Западной и оз. Второго ($t_{ij}=2{,}11$ при $t_{st}=1{,}98$), с 7-го года рост в б. Западной отличался от б. Халовей и б. Соколовской ($t_{ij}=2{,}18$; 2,20 при $t_{st}=1{,}98$). Только на 8—11 годах рост гребешка в б. Западной достоверно отличался от роста всех других популяций, между собой не различимых. Условия роста гребешка в б. Западной благоприятны (Мандрыка, 1979; Брегман, 1979) и моллюски достигают здесь предельного размера в 220 мм.

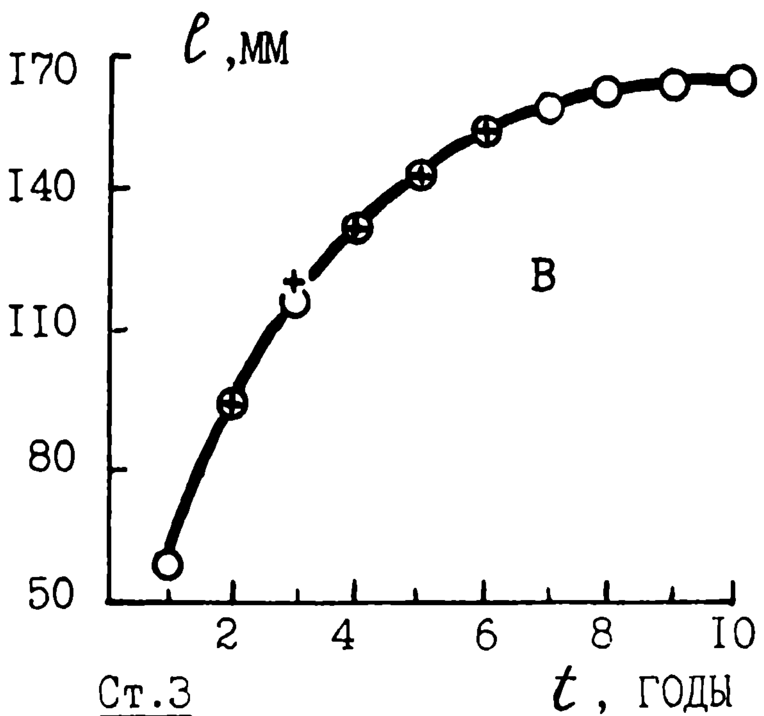
Рост раковины мидии Грея часто зависит от положения особи внутри друзы, поэтому средние размеры одновозрастных моллюсков могут значительно варьировать (коэффициент вариации от 2 до 17%) По причине малочисленности отдельных возрастных групп доверительные интервалы для эмпирических значений длины раковины мидий могут быть велики (рис. 3). Поэтому с вероятностью $P=0{,}95$ можно судить о различиях между теоретическими размерами в пределах ошибки средней, что, на наш взгляд, не является препятствием к сопоставлению кривых роста мидии Грея.











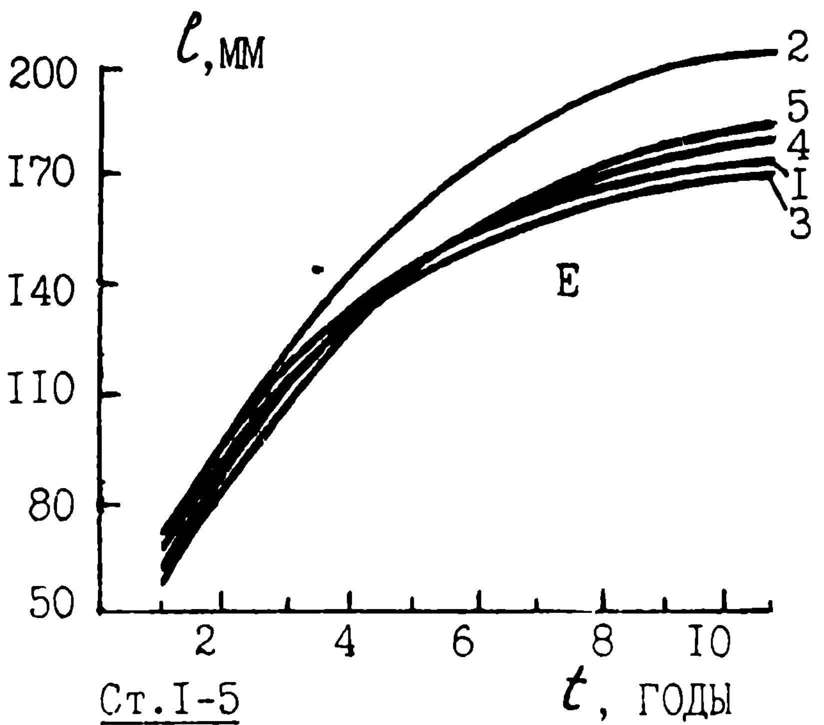


Рис. 1. Рост приморского гребешка в популяци северо-западной части Японского моря

Крестики — эмпирические, *кружки* — теоретические знач... размера раковины в возрастных группах: *А* — б. Халовей; *Б* — б. Западная; *В* — оз. Второе; *Г* — Соколовская; *Д* — зал. Ольги; *Е* — теоретические кривые роста приморского гребешка из 5 популяций. Номера кривых соответствуют номерам станций в табл. 2 и на рис. *А* — *Д*.

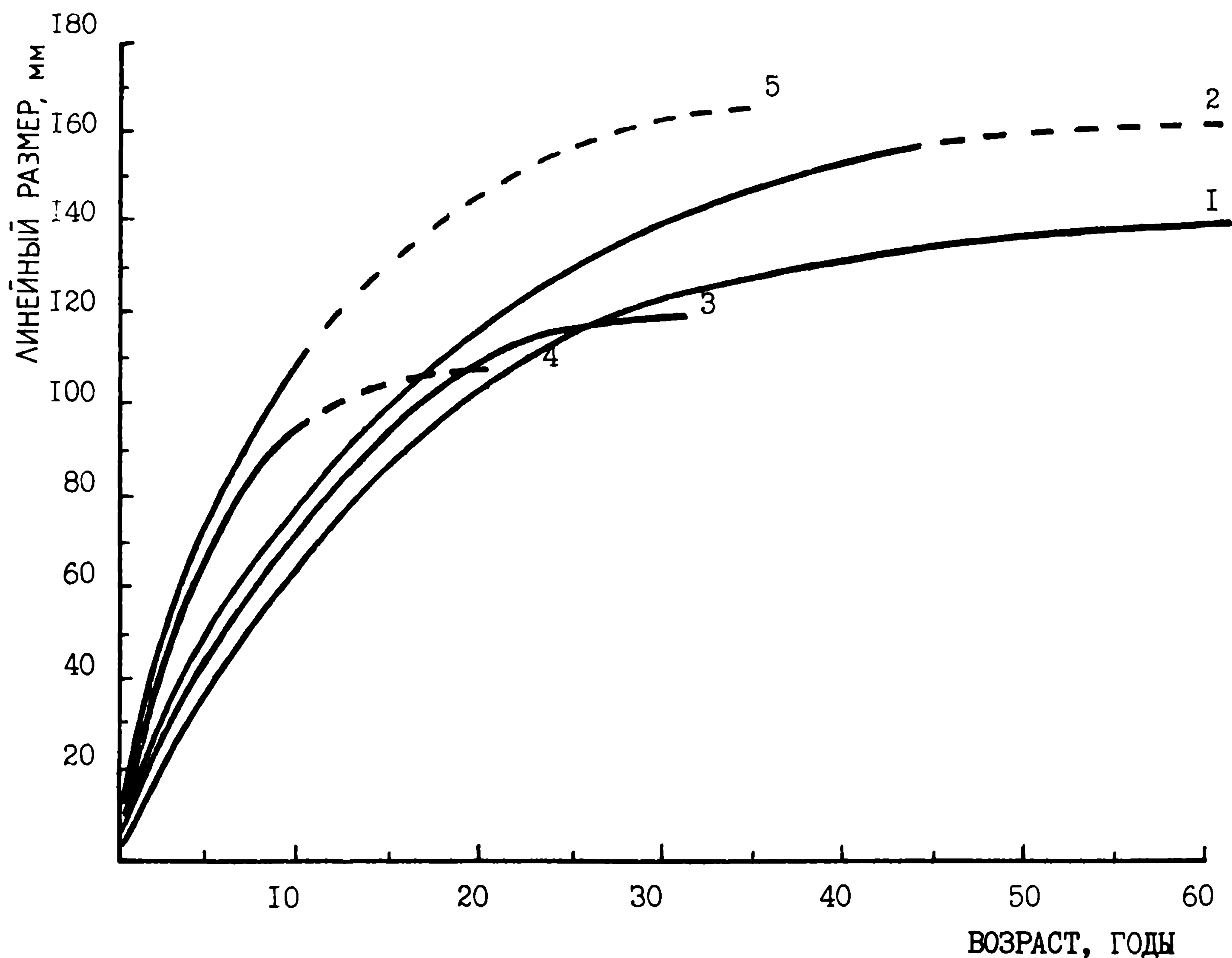


Рис. 2. Рост мидии Грея в заливе Посьета.

Сплошная линия — кривая, аппроксимирующая эмпирические точки; *пунктир* — расчетная кривая. *1* мыс Крейсерок; *2* и *3* б. Витязь (валуны); *4* и *5* б. Витязь (обрастания с глубины 12 и 18 м).

В скоплениях мидий различия в темпах роста уже на 3—4 годах становятся достоверными ($2{,}81 \leqslant t_{ij} \leqslant 6{,}02$ при $t_{st}=2{,}26$) для моллюсков-обрастателей и обитателей каменистых грунтов (кривые *4—5* и *1, 2, 3* на рис. 2). На 5—7 годах добавляются различия в темпах роста обрастателей с различных глубин. В возрасте 8—12 лет достоверны различия роста всех скоплений мидий кроме обитающих на валунах в б. Витязь (кривые *2* и *3*) ($0{,}61 \leqslant t_{ij} \leqslant 1{,}01$).

Интересно, что к 14 годам исчезают различия между ростом мидий в обрастании на глубине 12 м и на камнях в б. Витязь (кривые *4* и *3*) ($t_{ij}=1{,}76$ при $t_{st}=2{,}23$). И, наконец, при возрасте свыше 20 лет можно говорить о высоком темпе роста мидий из обрастаний на глубине 18 м и низком — на каменистом грунте у м. Крейсерок (кривые *1* и *5* отличаются от кривых *2, 3, 4,* которые между собой не различимы).

Таким образом, детальное сопоставление кривых показывает, что рост *C. grayanus* сильно изменчив. Например, в обрастаниях с различных глубин в б. Витязь его темпы одинаково высоки до 5—7 лет. Однако, начиная с 14 лет рост мидий в обрастании с глубины 12 м замедляется и становится сходным с ростом на камнях (рис. 2 и 3).

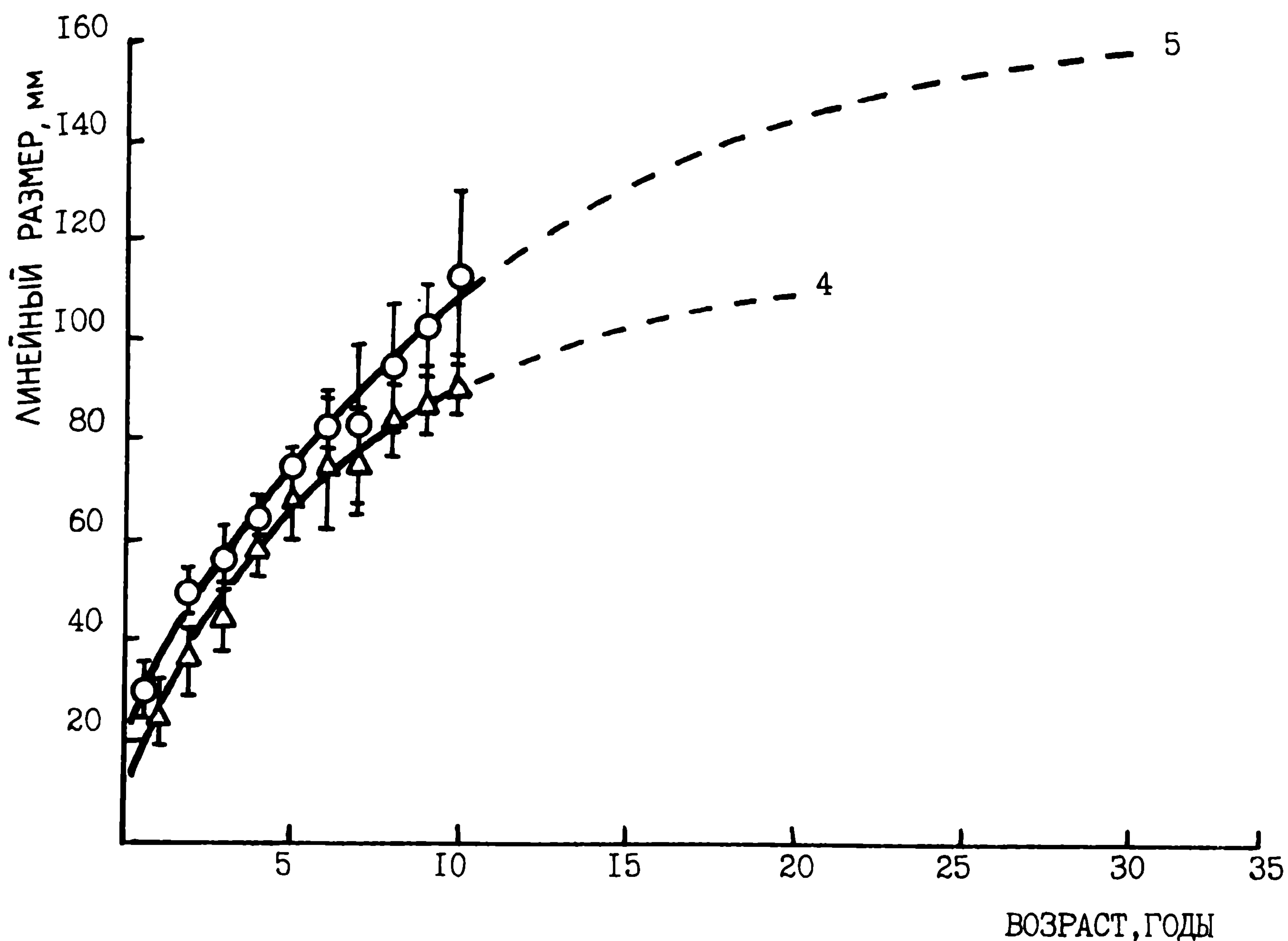


Рис. 3. Рост мидии Грея в обрастаниях бухты Витязь.
Обозначения как на рис. 2 *Вертикальные линии* доверительные интервалы при уровне вероятности 0,95

Подобные колебания темпов роста, охватывающие целые скопления и популяции, безусловно свойственны виду со значительной продолжительностью жизни, каким и является мидия Грея.

Обсуждение

Чтобы составить представление о внутривидовой пластичности роста *P. yessoensis* и *C. grayanus*, обратимся к собственным и литературным данным (табл. 3). По приморскому гребешку использовались только те сведения, которые были получены при анализе размерно-возрастной структуры популяций, так как известно (Силина, 1978), что определение возраста *P yessoensis* по количеству колец на створке и лигаменте не всегда точно.

Некоторые расхождения в расчетных значениях L_∞ между данными Брегмана (1979) и автора объясняются тем, что первый относит размер гребешка в заливе Посьета в 130 мм к возрасту 5 лет (Тибилова и Брегман, 1975; Брегман, 1979). По нашим наблюдениям, темп роста *P. yessoensis* в б. Западной выше, чем в других участках залива Посьета (Мандрыка, 1979), что находит подтверждение при исследовании скульптуры раковины (Силина, 1978).

Говоря об общих тенденциях роста приморского гребешка, отметим стабильность параметров уравнений Берталанфи. Так, продолжительность роста *P yessoensis* варьирует в 1,54, а константа роста в 1,65 раза.

Таблица 3

Параметры уравнений линейного роста приморского гребешка и мидии Грея в северо-западной части Японского моря

Местообитание	Размер раковины, мм		t_{max},		Источник сведений
	$L_{\infty}\lambda$	L_{max}			
		Patinopecten yessoensis			
Бухта Халовей	178	169	10	0,287	Данные автора
—»—	170	162	10,7	0,327	Брегман, 1979
Бухта Западная	220	209	11,4	0,262	Данные автора
—»—	192	182	13,5	0,221	Брегман, 1979
Озеро Второе	175	166	9	0,318	Данные автора
Бухта Соколовская	194	185	11,3	0,251	—»—
Залив Ольги	195	185	11	0,258	—»—
Бухта Троицы	175	166	11	0,239	Тибилова и Брегман, 1975
Залив Посьета	183	174	13,9	0,198	Golikov and Scarlato, 1970
		Crenomytilus grayanus			
Мыс Крейсерок	162	154	124	0,030	Данные автора
Бухта Витязь (валуны)	126—168	120—159	31—65	0,050—0,111	—»—
—»—	130—147	124—140	33—37	0,080—0,090	Селин, 1979
—»—	143	135	40	0,075	Селин, 1980
Бухта Витязь (обрастания)	115—179	109—162	20—35	0,098—0,163	Данные автора
—»—	179—273	170—259	23—55	0,054—0,127	Селин, 198;
Бухта Витязь (мягкий грунт)	156	148	28,5	0,105	Селин и Понуровский, 1981
Залив Посьета	175	166	20,9	0,156	Голиков, 1976
Залив Петра Великого	180—190	—	60—70	0,098	Садыхова, 1983

Примечание L_{∞}— теоретический максимальный предельный размер; L_{max}— максимальный предельный размер, за который принимается 0,95 L_{∞}; t_{max}— максимальный возраст, соответствующий L_{max}; κ — константа роста.

При рассмотрении данных по росту мидии Грея закономерно, что продолжительность ее жизни различается в 6, а максимальные и минимальные значения константы роста — в 5,43 раза. Абсолютные значения „k“ колеблются в широких пределах — от 0,030 до 0,163 год$^{-1}$

Итак, малая вариабельность константы роста и продолжительности жизни приморского гребешка из различных популяций сочетается с тем, что кривые роста, как правило, достоверно сходны. Исключение составляет лишь популяция гребешка б. Западной, начиная со второй половины жизни животных.

Мидия Грея — вид очень пластичный в отношении варьирования параметров уравнения Берталанфи. Темпы ее линейного роста с первых же лет существования животных в разных экологических условиях сильно изменчивы. Ведущая роль в этом принадлежит биотическим факторам, таким как строение и величина друз (Селин, 1979; Мандрыка и др., 1983), пополнение молодью и многим другим. Большие по численности друзы обеспечивают наилучшие условия для развития молодых моллюсков, в то время как темп роста в них половозрелых и старых мидий низок. Неоднократно указывалось на быстрый рост мидии Грея в обрастаниях (Краснов и др. 1979; Селин, 1980).

Пластичность роста мидии Грея сочетается с высокой изменчивостью морфологии раковины внутри вида. В литературе рассматривался вопрос об оправданности существования двух симпатрических форм мидии Грея (Смирнова, 1968), но на основании теплоустойчивости клеток, состояния гонад и электрофоретической подвижности белков было доказано, что морфологические различия не являются генетически детерминированными (Картавцев, Никифоров, 1976; Картавцев, 1978; Картавцев, Пудовкин, 1978).

В отношении приморского гребешка, на наш взгляд, наряду со стабильностью количественных характеристик роста можно говорить и о устойчивости морфологии его раковины. В основе морфологической внутривидовой изменчивости приморского гребешка лежит связь между некоторыми биохимическими маркерами и пластическими признаками, которая неоднозначно проявляется в различных экологических условиях (Логвиненко и др., 1981).

ЛИТЕРАТУРА

Авдеева-Марковская Е. Б. О размерно-возрастном составе поселений *Crenomytilus grayanus* (Dunker) в разных условиях обитания в заливе Петра Великого Японского моря. — В сб.: Промысловые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л., 1979, с. 3—8.

Аксенов Б. Е., Афонькин И. В., Евменов В. П., Нечипоренко М. И. Основы теории вероятностей. Ч. 2. Введение в математическую статистику. Л., 1974, 135 с.

Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л., 1981, 248 с.

Андреев В. Л. Биометрические расчеты на ЭВМ „Мир-2“ М., 1979, 124 с.

Брегман Ю. Э. Популяционно-генетическая структура двустворчатого моллюска *Patinopecten yessoensis*. Изв. ТИНРО, 1979, т. 103, с. 66—78.

Винберг Г Г Скорость роста и интенсивность обмена у животных. — Успехи совр. биол. 1966, т. 61, № 2, 274- 293.

Голиков А. Н. Некоторые закономерности роста и изменчивости на примере моллюсков.— В кн.: Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976, с. 97—118.

Золотарев В. Н. Определение возраста и темпов роста мидии Грайана *Crenomytilus grayanus* (Dunker) по структуре раковин.— Докл. АН СССР, 1974а, т. 216, № 5, с. 1195—1197

Золотарев В. Н. Многолетние ритмы роста раковин мидии Грайана.— Экология, 1974б, № 3, с. 76—80.

Золотарев В. Н. Оценка продолжительности жизни в популяциях двустворчатых моллюсков.— Журн. общ. биол., 1982, т. 43, № 2, с. 249—260.

Золотарев В. Н., Краснов Е. В. О периодичности роста скелетных образований современных и ископаемых беспозвоночных.— Палеонтол. журн., 1974, № 3, с. 134—136.

Золотарев В. Н., Селин Н. И. Возрастные изменения морфологии раковины у мидии Грея.— В кн.: Биология мидии Грея. М., 1983, с. 73—82.

Картавцев Ю. Ф. Генетическая изменчивость двустворчатого моллюска мидии Грайана (*Crenomytilus grayanus*).— Генетика, 1978, т. 14, № 2, с. 273—280.

Картавцев Ю. Ф., Никифоров С. М. Сопоставление некоторых данных морфологии, физиологии, гистологии и биохимии двустворчатого моллюска *Crenomytilus grayanus* (Dunker) с целью уточнения его таксономического статуса.— Биол. моря, 1976, № 6, с. 13—19.

Картавцев Ю. Ф., Пудовкин А. И, Генетическая и морфометрическая изменчивость мидии *Crenomytilus grayanus* (Dunker).— В кн.: Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов. Л., 1978, с. 116—118.

Краснов Е. В., Мандрыка О. Н., Селин Н. И. Влияние некоторых факторов среды на рост креномидии Грайана *Crenomytilus grayanus* (Dunker) в заливе Посьета Японского моря.— В кн.: Промысл. моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л., 1979, с. 67—69.

Логвиненко Б. М., Кодолова О. П., Правдухина О. Ю., Брегман Ю. Э. О генетическом и морфологическом разнообразии приморского гребешка (*Patinopecten yessoensis*) в трех заливах Японского моря.— Зоол. журн., 1982, т. 61, № 1, с. 1643—1651.

Мандрыка О. Н. Особенности линейного роста приморского гребешка в популяциях Японского моря.— Биол. моря, 1979, № 3, с. 39—43.

Мандрыка О. Н., Краснов Е. В., Селин Н. И. Экологические аспекты роста мидии Грея в заливе Посьета (Японское море).— В кн.: Биология мидии Грея. М., 1983, с. 69—72.

Мина М. В., Клевезаль Г А. Рост животных (анализ на уровне организма). М., 1976, 291 с.

Понуровский С. К., Силина А. В. Определение возраста и темпа линейного роста гребешка Свифта.— Биол. моря, 1983, № 1, с. 20—24.

Садыхова И. А. Рост мидии Грея в заливе Петра Великого (Японское море).— В кн.: Биология мидии Грея. М., 1983, с. 62—68.

Селин Н. И. Влияние характера организации друз на рост креномидии Грайана.— В кн.: Промысл. моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л., 1979, с. 104—105.

Селин Н. И. Рост мидии Грея на искусственных субстратах в заливе Посьета Японского моря.— Биол. моря, 1980, № 3, с. 97—99.

Селин Н. И., Понуровский С. К. Некоторые особенности роста мидии Грея и модиолуса длиннощетинкового в бухте Витязь залива Посьета Японского моря.— Биол. моря, 1981, № 6, с. 75—77.

Силина А. В. Определение возраста и темпов роста приморского гребешка по скульптуре поверхности его раковины.— Биол. моря, 1978, № 5, с. 29—39.

Силина А. В., Краснов Е. В., Явнов С. В. Периодичность роста некоторых видов двустворчатых моллюсков дальневосточных морей.— Биол. моря, 1976, № 4, с. 32—37

Смирнова Н. Ф. О существовании двух форм промыслового двустворчатого моллюска *Crenomytilus grayanus* (Dunker).— Докл. АН СССР, 1968, т. 179, № 3, с. 742—745.

Тибилова Т Х., Брегман Ю. Э. Рост двустворчатого моллюска *Mizuchopecten yessoensis* в бухте Троицы (залив Посьета, Японское море).— Экология, 1975, № 2, с. 65—72.

Bertalanffy L. A quantitative theory of organic growth.— Human Biol., 1938, vol. 10, p. 181—213.
Cassie R. M. Some uses of probability paper in the analysis of size frequensy distributions.— J. Austral. Mar. Fresh-water biol., 1954, N 5, p. 513—522.
Golikov A. N., Scarlato O. A. Abandance, dynamics and production properties of populations of edible bivalves *Mizuchopecten yessoensis* and *Spisula sachalinensis* related to the problem of organization of controllable submarine farms at the western shores of the Sea of Japan.— Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, 1970, Bd 20, N 1—4, S. 498—513.
Harding J. R. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequensy distributions.— J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1949, vol. 28, N 1, p. 141—153.
Walford L. A. A new graphical method of describing the growth of animals.— Biol. Bull., 1946, vol. 135, N 2, p. 141—147.

O. N. Mandryka

SEA-WATER BIVALVES: COMPARATIVE GROWTH OF TWO SPECIES

The growth of Patinopecten yessoensis (Jay) and Crenomytilus grayanus (Dunker) have been studied in the north-western part of the Sea of Japan. The equation parameters of linear growth for the two species were analysed. The mathematical apparatus was used to make a comparison between the curves of common growth. It has been found that the growth of *P. yessoensis* is rather stable, as the grouth of *C. grayanus* is very subject to the fluctuations of ecological factors.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

В. А. Петухов, С. Я. Цалолихин

К ФАУНЕ НЕМАТОД СЕВЕРО-ЗАПАДА СССР

Внутренние воды СССР в нематологическом отношении изучены далеко не полно. До последнего времени считалось, что наилучшим образом фауна нематод исследована в бассейне Волги, где зарегистрировано 137 видов свободноживущих нематод (Гагарин, 1978). Однако обзор видов из различных водоемов Северо-Запада СССР показал, что этот район не намного уступает бассейну Волги.

Среди водоемов рассматриваемого района нематоды изучались в озерах Кольского полуострова (Цалолихин, 1975), в Онежском озере (Алимов и др., 1982; Герд, 1946; Цалолихин, 1981), в Ладожском озере (Иоффе, 1948), в оз. Разлив и оз. Долгом под Ленинградом (Цалолихин, 1972), в Невской губе и восточной части Финского залива (Филипьев, 1929; Filipjev, 1929, 1930), в Копорской губе Финского залива (Цалолихин, 1980), в озерах Лужского района Ленинградской области (Петухов, 1984).

Такое разнообразие водоемов позволяет рассматривать фауну нематод как по „вертикали", т. е. с севера на юг, от Заполярья до теплого Лужского района, так и по „горизонтали", т. е. с востока на запад, где особый интерес представляет изменение солености воды от чрезвычайно мало минерализованной в таких озерах как Онежское и Ладожское, до солоноватой — в Финском заливе.

В предлагаемой статье использованы упомянутые выше данные с необходимыми коррективами, а также оригинальные материалы последних лет. Все названия нематод даны в соответствии с современным состоянием номенклатуры.

Всего в водоемах Северо-Запада зарегистрирован 91 вид нематод (табл. 1). Даже без специального анализа бросается в глаза наибольшее фаунистическое отличие Финского залива (имеется в виду его открытая часть) и Копорской губы, что вызвано повышенной соленостью этих водоемов (8—10‰) по сравнению с типичными пресными озерами. В качестве иллюстрации к сказанному может служить табл. 2, показывающая индексы общности фаун (*I*) различных водоемов Северо-Запада. В табл. 2 использован индекс Шимкевича-Симпсона (отношение числа общих видов к числу видов в меньшем списке), применяемый при сравнении слабо и неравноценно изученных фаун (Песенко, 1982) Табл. 2 составлена на основании предварительных расчетов. В ней учтено полное фаунистическое сходство озер Ладожского и Онежского (*I*=1), а также географическая близость к ним таких маленьких озер Карельского перешейка, как Долгое и Разлив. Что касается фаун Копорской

Таблица 1

Список видов свободноживущих нематод водоемов Северо-Запада СССР

Виды	Зеленецкое оз.	Ладожское оз	Онежское оз.	Долгое оз	Разлив оз.	Невская губа	Финский залив	Копорская губа	Лужская озера
Enoplolaimus propinqus De Man								⊕	
E. balgensis Skwarra							⊕		
Oncholaimus conicauda Filipjev							⊕		
Adoncholaimus thalassophygas (de Man)							⊕	⊕	
Anoplostoma viviparum (Bastian)								⊕	
Tobrilus gracilis (Bastian)		+	+	+	+	+	⊕		+
T helveticus (Hofmaenner)						+			+
T brevisetosus (W Schneider)						+	+		+
T abberrans (W Schneider)			+				+		
Eutobrilus medius (G. Schneider)		+	+		+	+	+		+
E. grandipapillatus (Brakenhoff)					+	+			+
E. altheri (Altherr)									+
Paratrilobus grandipapilloides Mikoletzky		+	+						
Raritobrilus steineri (Mikoletzky)			+			+			
Raritobrilus allophysis (Steiner)	+		+			+	+		
Brevitobrilus stefanskii (Mikoletzky)			+			+	⊕		
Neotobrilus longus (Leidy)						+		+	+
Semitobrilus pellucidus (Bastian)					+			+	
Tripyla glomerans Bastian				+					
T filipjevi (Filipjev)					+	+	⊕		+
T setifera Butschli						+	+		
T affinis de Man	+								
Ironus ignavus Bastian		+	+		+	+			
I. tenuicaudatus de Man	+	+	+	+		+	⊕		

Продолжение табл. 1

Виды	Зеленецкое оз.	Ладожское оз.	Онежское оз.	Долгое оз.	Разлив оз.	Невская губа	Финский залив	Копорская губа	Лужские озера
I. longicaudatus de Man	+			+	+	+			
Cryptonchus tristis (Ditlevsen)					+	+			+
Alaimus primitivus de Man						+	⊕		
Dorylaimus stagnalis Dujardin	+	+	+	+	+	+	⊕	⊕	+
Paradorylaimus filiformis (Bastian)						+			
Mesodorylaimus bastiani (Butschli)	+								
Prodorylaimus longicaudatus (Butschli)				+					
Eudorylaimus carteri (Bastian)			+						
E. sp.	+								
Paractinolaimus macrolaimus de Man		+	+	+					
Mactinolaimus omercooperi (Filipjev)						+			+
Dorylaimoides ditlevseni (Mikoletzky)				+		+			
D. limnophylum (de Man)						+			
Mononchus truncatus Bastian	+			+	+	+			+
M. niddensis Skwarra	+	+	+			+	+		+
Mononchus maduei W Schneider			+						
Clarcus papillatus (Bastian)						+			
Prionchulus muscorum (Dujardin)	+								
Prionchuloides micoletzkyi (Meyl)	+								
Mylonchus brevicaudatus Cobb				+					
M. cavensis Schneider									+
Paraphanolaimus behningi Mikoletzky						+			
Aphanolaimus aquaticus Daday						+	⊕		+
Tripyloides marinus (Butschli)							⊕	⊕	
Axonolaimus spinosus (Butschli)							⊕	⊕	
Ascolaimus elongatus (Butschli)							⊕	⊕	

Paraplectonema pedunculatum (Hofmaenner)						+	≠		+
Plectus cirratus Bastian				+		+			
P. rhizophillus de Man						+			
P. palustris de Man							+		
P. sp.									+
Punctodora ratzeburgensis (Linstow)				+			+		
Chromadorita leuckarti (de Man)	+		+			+	⊕		+
C. guidoschneideri (Filipjev)							⊕		
C. tentabunda (de Man)							+		
C. fennica Jensen								⊕	
Chromadorina viridis (Linstow)	+	+	+			+			+
C. bioculata (Schultze)			+						
Neochromadora izhorica (Filipjev)							⊕		
Prochromadora oerleyi (de Man)							⊕		
Hypodontolaimus setosus (Butscli)								⊕	
Prodesmodora circulata (Mikoletzky)					+	+	+		+
Microlaimus globiceps de Man							+	+	
Achromadora terricola (de Man)						+			+
A. ruricola (de Man)				+					
Ethmolaimus pratensis de Man	+		+		+				+
E. revaliensis W Schneider						+			
E. foreli Hofmaenner						+	⊕	⊕	
Paracyatholaimus intermedius (de Man)							+	+	
Monhystera paludicola de Man						+	+		+
M. stagnalis Bastian						+			+
M. minuta Filipjev							+		
M. macramphis Filipjev							+		
M. izhorica Filipjev							+		
M. fasciculata Skwarra							+		
Eumonhystera filiformis (Bastian)						+			

Продолжение табл. 1

Виды	Зеленецкое оз.	Ладожское оз.	Онежское оз.	Долгое оз.	Разлив оз.	Невская губа	Финский залив	Копорская губа	Лужские озера
E. vulgaris (de Man)				+					
E. sp.	+								
Penzancia agilis (de Man)						+			
P bipunctata (G. Schneider)							⊕	⊕	
Daptonema setosum (Butschli)			+				⊕	⊕	+
Sphaerolaimus gracilis de Man								⊕	
Euteratocephalus palustris (de Man)									+
Cephalobus striatus Bastian					+				
Eudiplogaster armatus (Hofmaenner)							+		
E. sp.	+		+			+			
Butlerius gagarini Tsalolikhin						+		+	
Общее число видов	15	9	21	13	13	43	36	18	28
Число видов в открытых частях							21	14	

Примечание ⊕ — виды, обнаруженные в открытых частях Копорской губы и Финского залива.

Таблица 2

Сравнительная таблица общности фаун нематод Северо-Запада СССР

0	Копорская губа	Финский залив	Невская губа	Ладожское Онеж озера	Лужские озера	Зеленецкое озеро
Копорская губа		0,6	0,1	0,1	0,1	0,1
Финский залив	8		0,4	0,3	0,4	0,2
Невская губа	1	8		0,6	0,8	0,6
Ладожское и Онежское озера	1	6	17		0,4	0,6
Лужские озера	1	9	22	12		0,4
Зеленецкое озеро	1	3	10	9	6	

Число общих видо

Индекс Шимкевича-Симпсона (*I*)

губы и восточной части Финского залива, то здесь учитывались только виды, встреченные в открытых частях этих водоемов; единичные литоральные находки не рассматривались. Из табл. 2 с очевидностью вытекает факт существования границы между солоновато-водной и типично пресноводной фауной нематод. В нашем случае такая граница пролегает по акватории восточной части Финского залива. Невская губа представляет собой уже типично пресный водоем, имеющий больше сходства с озерами Карельского перешейка, чем с непосредственно связанным с ней Финским заливом. Что касается „вертикального" анализа фауны, то он, как и предполагалось, не дает четкой картины. Однако фауна озер Кольского полуострова все же заметно отличается от фауны озер Лужского района, что, очевидно, связано с выпадением ряда видов (и, в первую очередь, тобрилид) из пресноводной фауны озер Заполярья.

Наиболее распространенные в водоемах Северо-Запада виды и их численность представлены в табл. 3, элементы баланса в табл. 4.

Исходя из данных табл. 3 можно принять среднюю численность нематод в пресных водоемах Северо-Запада СССР в 33 тыс. экз/м^2, среднюю биомассу в 0,1 г/м^2 Стоит учесть, что на территории Северо-Запада СССР насчитывается около 160 тыс. озер (Россолимо, 1966) со средней площадью 0,18 км^2 Даже если внести поправку на то, что нематоды не заселяют сильнозаиленные участки дна озер, то и тогда общая численность и биомасса нематодного населения выразится внушительной цифрой, за которой стоит роль нематод в общем балансе пресноводных экосистем.

Что касается общего характера пресноводной фауны нематод региона в целом, то он является типичным для палеарктики и мало отличается от фауны бассейна Волги (I=0,6).

Таблица 3

Встречаемость массовых видов нематод в водоемах Северо-Запада СССР

Виды	Районы											
	Лужские озера		Невская губа		Ладожское оз.	Онежское оз.	Долгое оз.	Разлив оз.	Финский залив		Копорская губа	Зеленецкое оз.
	N	%	*N*	%	*N*	*N*	*N*	*N*	*N*	%	*N*	*N*
Dorylaimus stagnalis	13,6	17,0	10,2	50,0	есть	3,0	есть	есть	0,4	15,0	6,0	есть
Chromadorita leuckarti	8,0	2,6	8,0	10,2	—	—	—	—	0,6	29,0	—	есть
Tobrilus gracilis	5,8	2,0	48,1	47,0	есть	единич.	есть	есть	0,6	7,7	—	—
Eutobrilus medius	—	—	6,5	35,1	есть	5,0	—	есть	0,6	14,0	—	—
Ironus tenuicaudatus	1,0	0,6	1,5	24,9	есть	16,0	есть	—	0,2	10,0	—	есть
Mononchus niddensis	0,25	1,3	3,0	14,6	есть	единич.	—	—	0,1	0,5	—	есть
Daptonema setosum	2,0	0,1	2,0	2,6	—	0,8	—	—	0,8	12,0	6,0	—
	90,2		73,2		0,8	13,0	20,0	20,0	10,0		100,0	14,0

Примечание *N* — средняя численность, тыс. экз/м^2; % — средняя встречаемость, процент к общей численности.

Таблица 4

Элементы баланса нематод

Местонахождение	N	B	R		P	A	P/B	C
Зеленецкое оз.	14,0	0,04	0,50/0,775	0,5	0,50/0,75	1,00/1,50	11,9	2,00/3,00
Ладожское оз.	0,8	0,002	0,03/0,05	0,5	0,03/0,05	0,06/0,10	15,0	0,12/0,20
Онежское оз.	13,0	0,04	0,46/0,69	0,5	0,46/0,69	0,92/1,38	11,8	1,84/2,76
Долгое оз.	20,0	0,06	0,71/1,06	0,5	0,71/1,06	1,42/2,12	11,8	2,84/4,24
Разлив оз.	20,0	0,06	0,71/1,06	0,5	0,71/1,06	1,42/2,12	11,8	2,84/4,24
Невская губа	73,2	0,22	2,60/3,90	0,5	2,60/3,90	5,20/7,80	11,8	10,40/15,60
Финский залив	10,0	0,03	0,36/0,54	0,5	0,36/0,54	0,72/1,08	12,0	1,44/2,16
Копорская губа	100,0	0,30	3,56/5,34	0,5	3,56/5,34	7,12/10,68	11,9	14,28/21,36
Лужские озера	90,0	0,27	3,21/4,82	0,5	3,21/4,82	6,42/9,64	11,9	12,84/19,28

Примечание N — численность, тыс. экз/м^2; B — биомасса (среднесезонная), г/м^2; R — траты на обмен, ккал/м^2 (сезон/год); P — продукция, ккал/м^2 (сезон/год); A — ассимиляция, ккал/м^2 (сезон/год); C — рацион, ккал/м^2 (сезон/год); k_2— из удельной продукции (Заика, 1983).

ЛИТЕРАТУРА

Алимов А. Ф. и др. Продуктивность бентоса.— В кн.: Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1982, с. 170—199.

Баталова Ф. М. Исследование дыхания нематод.— В кн.: Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981, с. 19—24.

Гагарин В. Г. Класс Круглые черви.— В кн.: Волга и ее жизнь. Л., 1978, с. 322—325.

Герд С. В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии.— Тр. Карело-Финского отд. ВНИОРХ, 1946, т. 2, с. 27—141.

Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев, 1983, 205 с.

Иоффе Ц. И. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное значение.— Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 26, вып. 2, с. 89—144.

Песенко А. Ю. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982, 284 с.

Петухов В. А. К нематодофауне некоторых озер бассейна рек Луги и Плюссы.— В кн.: Эколого-географические исследования нематод. Л., 1984, с. 27—32.

Россолимо Л. Л. Озера.— В кн.: Север Европейской части СССР. М., 1966, с. 145—159.

Филипьев И. Н. Нематоды восточного района Финского залива и Невской губы.— Тр. Гос. гидролог. ин-та, 1929, вып. 5, с. 3—22.

(Филипьев И. Н.) Filipjev I. N. Les Nematodes libres de la baie de la Neva et de d'extremitè du Golfe de Finlande.— Arch. Hydrobiol, 1929, Bd 20, s. 637—699.

(Филипьев И. Н.) Filipjev I. N. Les Nematodes libres de la baie de la Neva et de l'extremitè orientale du Golfe de Finlande.— Arch. Hydrobiol., 1930, Bd 21, s. 1—64.

Цалолихин С. Я. Фауна и экология свободноживущих нематод озера Долгого Ленинградской области.— Вестн. ЛГУ, 1972, № 15, вып. 3, с. 27—33.

Цалолихин С. Я. Эколого-фаунистическая характеристика бентоса.— В кн.: Биологическая продуктивность северных озер. Л. 1975, с. 117—119.

Цалолихин С. Я. Фауна и некоторые вопросы экологии нематод Копорской губы Финского залива.— В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л., 1980, с. 156—168.

Цалолихин С. Я. К вопросу о роде Paratrilobus.— Зоол. журн., 1981, т. 60, № 7, с. 1094—1098.

V. A. Petukhov, S. Ja. Tsalolikhin

ON THE NEMATOFAUNA OF THE NORT-WESTERN USSR

The longitudinal and latitudinal distribution of nematodes and their resistence to water salinity are discussed. The data on frequency and the elements of biotic balance of nematodes (abundance, biomass, production) are presented.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

И. А. Рубцов

НОВЫЕ ВИДЫ МЕРМИТИД ИЗ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

Статья основана на обработке сборов Н. П. Финогеновой, сделанных в 1978 г в Онежском озере. Мермитиды, как правило, относительно крупные, редкие, паразитические гельминты, встречаются в природе обычно единицами. К гидробиологам они попадают попутно при широкой ориентации исследований на выявление фауны и других вопросов. Естественно, что в связи с этим сборы невелики: всего 14 особей. Тем не менее их систематическое изучение позволило выявить 6 новых видов, относящихся к 6 известным из Европы родам.

Следует отметить, что до настоящего времени мермитиды из Онежского озера не описывались. Мермитиды более или менее выявлены и описаны из смежных районов: Ленинградской области (Рубцов, 1972а, 1974), бассейна р. Печоры и Вашуткиных озер (Рубцов, 1971, 1972б) и, наконец, Эстонии (Рубцов, 1973, 1978, 1979). Всего из этих районов известно свыше 100 новых видов. Существенно то, что нам не удалось обнаружить ни одного вида, который бы мог быть отождествлен с ранее описанными видами из вышеперечисленных географически соседствующих водоемов и областей. Наряду с этим намечаются и некоторые общие своеобразные отличия вновь описываемых здесь видов из Онежского озера.

На возможном значении и вероятном объяснении перечисленных фактов мы остановимся ниже, после описания 6 видов.

В тексте ради краткости нами используются общепринятые нематодологами условные обозначения (L, a, b, V, c, c^1), а также опускается обозначение мкм при цифрах менее 1000 мкм и над масштабными линейками.

Голотипы всех вновь описываемых видов хранятся в Зоологическом институте АН СССР, Ленинград.

Mesomermis zhadini sp. n. (рис. 1)

Голотип — ♀. L=6 мм; a=62; b=≈3; V=≈50%; ♂. L=5,2 мм; a=77; b=≈3; c=35; c^1=3,1.

♀ и ♂ Кутикула тонкая — 2—3, без видимой перекрестной волокнистости. Латеральные хорды узкие, по ширине ≈1/4—1/5 диаметра тела с клетками на большей части тела у ♀ в 3—4 ряда, у ♂ в 2 ряда. 6 головных папилл на одном уровне. Амфиды очень крупные, овальные, с округлым отверстием в передней части кармана. Рот слегка сдвинут вентрально. Стома узкая. Пищеводная

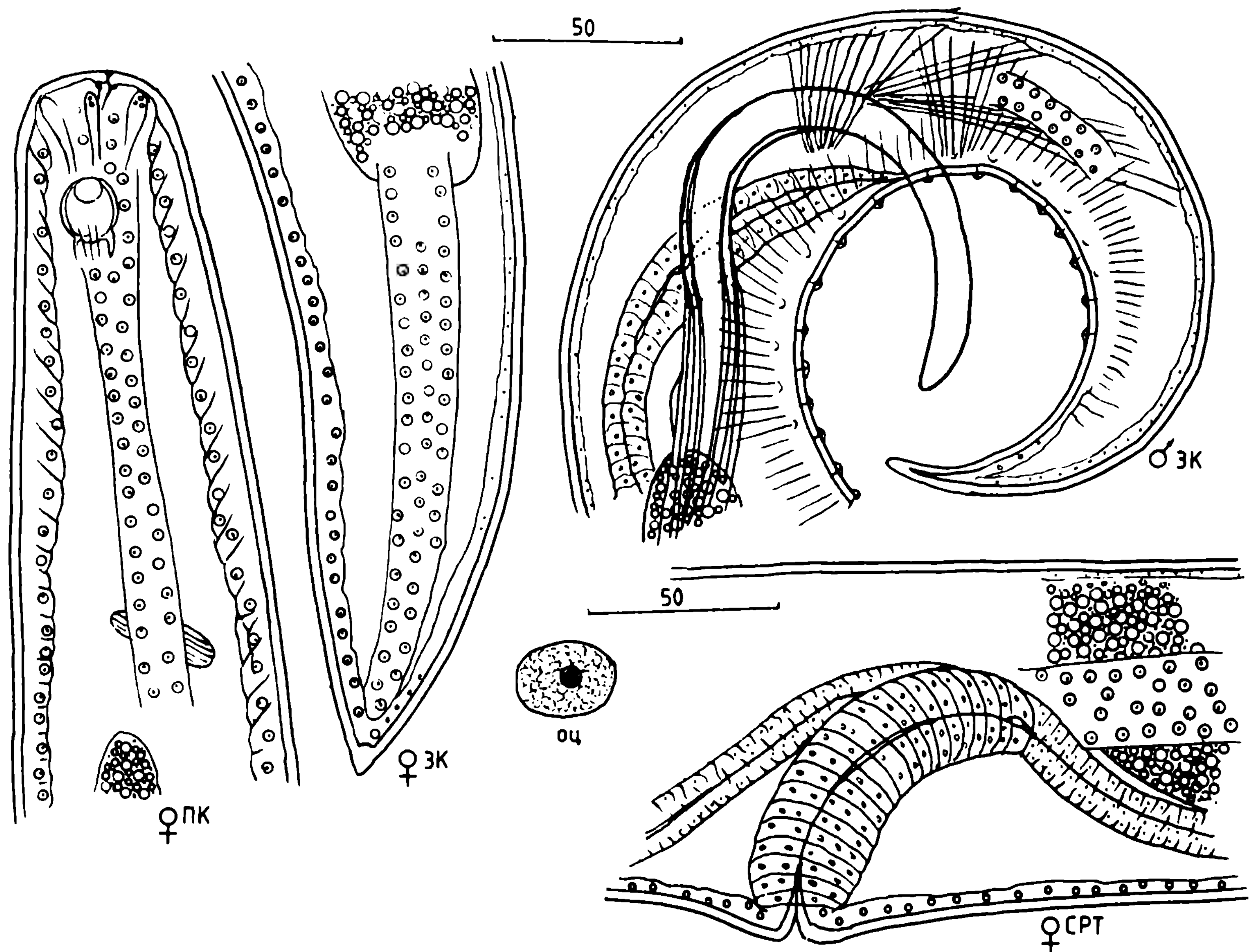


Рис. 1. *Mesomermis zhadini* sp. n., ♀ и ♂.
ЗК задний конец тела, *ПК* передний конец тела, *СРТ* середина тела.

трубка апикально слегка расширена, имеет кольцевой кантик, примыкающий к кутикуле. Стихосома с стихоцитами в 2 ряда вдоль пищеводной трубки. Общее число пар не выяснено, но их менее 10. Трофосома не достигает заднего конца тела у ♀ на 2, у ♂ — на 3 диаметра тела. Хвост у обоих полов острый.

♀. Диаметр тела на уровне: головных папилл — 36, нервного кольца — 72, вульвы — 96, заднего конца трофосомы — 70, так что отношения толщины будут 1:2:2,7:2. Нервное кольцо на расстоянии 150. Карман амфидов размером 10×8, с округлым отверстием диаметром ≈5. Вульва вздутая. Вагина цилиндрическая, дугообразная, скошенная кзади, длиной около диаметра тела. Яичники небольшие, диаметром ≈1/3 диаметра тела с овоцитами в 3 ряда. Зрелые овоциты размером 24—26 × 18—20.

♂ Диаметр тела на уровне: головных папилл — 30, нервного кольца — 50, посередине тела — 60, наибольший на уровне основания спикул — 69, клоаки — 48, так что отношения толщины будут 1:1,7:2:2,3:1,6. Хвост длинный — 150, сильно приостренный. Половые папиллы в 3 ряда, в среднем ряду число их ≈20, из них позади отверстия клоаки 7; число папилл в боковых ряда ≈14—15. Спикул две, длиной ≈126, дуговидно изогнутые, равномерной ширины ≈10, на кончике закругленные. Мускулатура хорошо дифференцированная и показана на рис. 1, *ЗК*.

Место и дата сбора Онежское озеро, с глубины 5—8 м, у буя около дер. Горки, из ила с древесным детритом, 28 VIII 1978, 1 ♀ и 1 ♂ (Н. П. Финогенова).

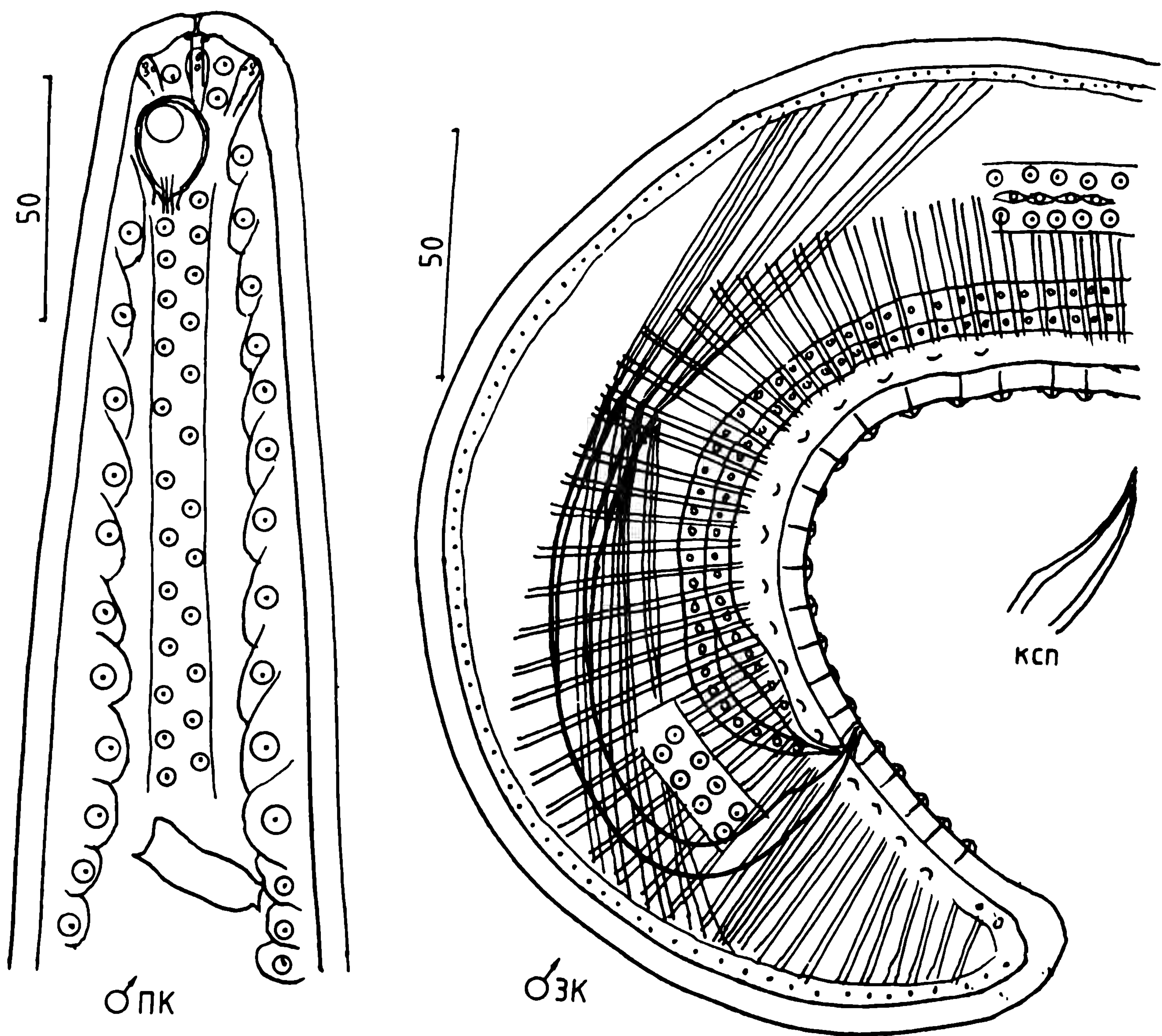


Рис. 2. *Spiculimermis onegaensis* sp. n., ♂.
ксп — кончик спикулы, *ПК* — передний конец тела, *ЗК*

Дифференциальные отличия От всех известных видов отличается мелкими размерами тела, относительно крупными амфидами, узкими латеральными хордами, цилиндрической, без дифференциации на 2 отдела, изогнутой вагиной; своеобразным строением копулятивного аппарата у ♂, сильно приостренным и удлиненным хвостом.

Голотип — половозрелая ♀ в препарате № 13654.

Spiculimermis onegaensis sp. n. (рис 2)

Голотип — ♂ L=4,5 мм; a=125; b=≈3; c=90; c^1=0,9
Паратип — ♂. L=5 мм; a=130; b=≈3; c=83; c^1=1.

♂ Диаметр тела на уровне: головных папилл — 36—38, нервного кольца — 64—66, наибольший на уровне головки спикул — 75—77, ануса — 60—64, так что отношения будут 1:1,7:2,1:1,7 Нервное кольцо на расстоянии 150. Кутикула равномерной по телу толщины — 6—6,5, без видимой перекрестной волокнистости. Дорсальная и вентральная хорды на переднем конце с крупными клетками; латеральные хорды узкие, шириной ≈1/4—1/5 на большей части тела, с клетками в 2 ряда, на уровне копулятивного аппарата

со следами 3-го, промежуточного. 6 головных папилл на одном уровне. Амфиды крупные, их овальный, книзу суженный карман размером 20×15; отверстие в полость амфидов в передней части округлое, диаметром 7,5. Рот конечный. Стома узкая. Передний край пищеводной трубки с кантиком, примыкающим к кутикуле; стихоциты вдоль трубки в шахматном порядке с разных сторон. Число их не выяснено. Копулятивный аппарат см. на рис. 2, *ЗК*. Анус на расстоянии чуть меньше или равен диаметру тела на его уровне. Половые папиллы в 3 ряда, из них в среднем ряду их ≈20, из них 5—6 позади ануса, остальные простираются вперед от него, на расстояние ≈2 диаметров длины хвоста. Спикул 2; они сильно изогнуты в дистальной половине; кончик спикул косо срезан (см. рис. 2, *ксп*); длина их 140—150. Мускулатура хорошо развита. Хвост тупо закругленный на конце, с вентральной стороны слегка вогнутый, дорсально выпуклый.

Хозяин и ♀ — неизвестны.

Место и дата сбора Онежское озеро, с глубины 5—8 м, у буя против дер. Горки, среди ила и песка с древесным детритом, 21—28 VIII 1978, 7 ♂ (Н. П. Финогенова).

Дифференциальные отличия Отличается от других известных видов наиболее явственно по строению амфидов; особенно характерно относительно небольшое округлое отверстие вместо обычной поперечной, широкой щели. Копулятивный аппарат также своеобразен по развитой мускулатуре, изогнутости спикул и приострению их кончика.

Голотип — ♂ в препарате № 13650.

Lanceimermis finogenovae sp. n. (рис. 3)

Голотип — ♀. L=12,5 мм; a=73; b=2,5; V=48%
Паратип — ♂ L=10,1 мм; a=85; b=2,5; c=81; c^1=1,3
Постпаразитическая личинка ♀. L=8,8 мм; a=80; b=≈3; V=≈50%

♀, ♂ Взрослые. Кутикула тонкая, без заметной волокнистости, на большей части тела ≈4, утолщена на головной капсуле до 5—6. Латеральные хорды на большей части тела шириной ≈1/3 диаметра тела с клетками в 3 ряда, с ядрами во всех рядах одинакового размера; впереди нервного кольца — с клетками в 2 ряда и шириной 1/4—1/5 диаметра тела. Головная капсула тупо закруглена, у ♂ с слабой шейной перетяжкой. 6 головных папилл на одном уровне. Амфиды чашевидные, к середине амфида расширенные, размером у ♀ 15×10, у ♂ 16×15; поперечно вытянутое отверстие кармана амфидов имеет ширину 10—11. Рот конечный. Стома узкая. К короткому воротничку примыкает трубка с едва заметными утолщениями на апикальном конце. Диаметр пищеводной трубки ≈2. Стихосома длиной ≈2/5 длины тела. Хвост тупо закругленный, на вентральной стороне почти прямой, дорсально-выпуклый.

♀. Диаметр тела на уровне: головных папилл — 35, нервного кольца — 70, вульвы — 170, заднего конца трофосомы — 50, так что отношения будут 1:2:4,9:1,4. Нервное кольцо на расстоянии 190.

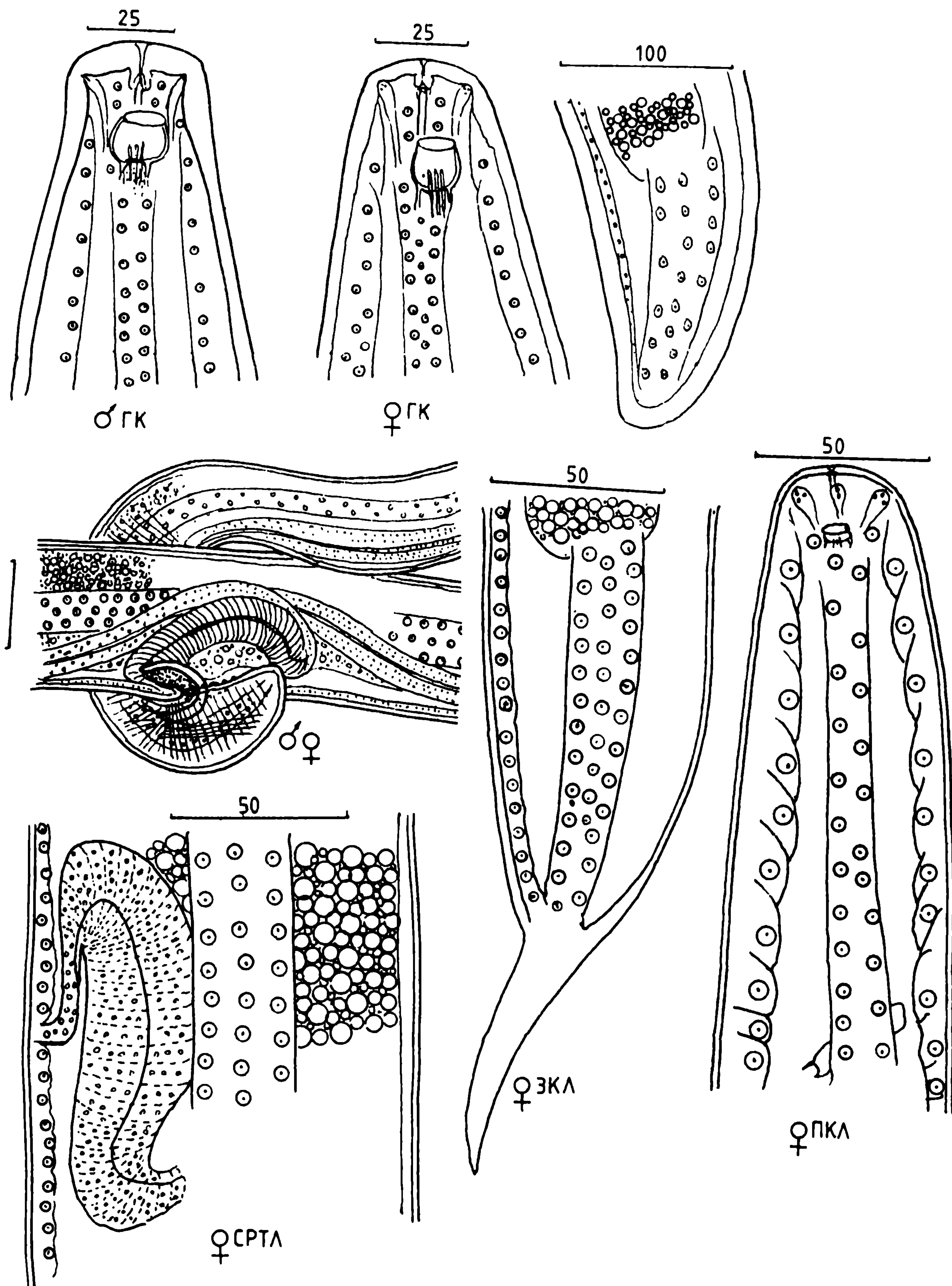


Рис. 3. *Lanceimermis finogenovae* sp. n., ♀, ♂.
ГК головной конец тела, *ЗКЛ* задний конец тела *ПКЛ* пере; тела личинки, *СРТЛ* середина тела

Вульва косая с коротким клапаном. Вагина *s*-образно изогнутая, 1-е колено вдвое длиннее 3-го, а 2-е, среднее, цилиндрическое длиной чуть более наибольшего диаметра тела. Яичники на оптическом разрезе с овоцитами в 1—2 ряда.

♂. Диаметр тела на уровне: головной капсулы — 40, нервного кольца — 68, наибольший — 120, ануса — 90, так что отношения будут 1:1,7:3:1,9. Половые папиллы в 3 ряда, число их у копули-

рующего ♂ не выявлено; позади ануса их в среднем ряду 7—8. Спикула утолщенная у головки, суженная к вершине, в момент копуляции дуговидно изогнутая, длиной ≈110, на кончике без обособленного вздутия, закругленная. Хвост короткий ≈120.

Постпаразитическая личинка Диаметр тела на уровне: головных папилл — 26, нервного кольца — 62, вульвы — 110, заднего конца трофосомы — 81, так что отношения будут 1:2,4:4,2:3,1. Нервное кольцо на расстоянии 160. Кутикула тонкая ≈2, равномерная по всему телу. Дорсальная и вентральная хорды с очень крупными клетками; латеральные — с более мелкими, перед нервным кольцом в 2 ряда, позади его в 3 ряда; клетки среднего ряда ромбовидные, чуть меньше краевых; ширина хорд ≈2/5 диаметра тела, на хвосте ≈1/3. Амфиды широкие, с поперечным овальным отверстием; размеры кармана 3×7 Трофосома не достигает конца тела на наибольший диаметр тела. Хвостовой придаток остроконический длинный ≈72.

Хозяин — неизвестен.

Место и даты сбора Онежское озеро, с глубины 78 м, из коричневого ила, 21 VIII 1978, копулирующие ♂ и ♀; постпаразитическая личинка ♀, относимая к этому виду, собрана 28 VIII 1978 с глубины 5—8 м, у буя против дер. Горки, среди ила, песка и древесного детрита (Н. П. Финогенова).

Дифференциальные отличия Отличается от других известных видов расширенными карманами амфидов, отсутствием кантика на переднем конце пищеводной трубки, формой спикулы без расширения в основании и вздутия на конце.

Голотип — ♀ в препарате № 13648. Личинка в препарате № 13651.

Limnomermis (?) *ochracea* sp. n. (рис. 4)

Голотип — ♀ постпаразитическая личинка. L=14 мм; a=42; b=≈3; V=48%

♀. Постпаразитическая личинка Окраска тела охряная. Диаметр тела на уровне: головных папилл — 50, нервного кольца — 150, вульвы — 330, заднего конца трофосомы — 150, так что отношения будут 1:3:6,6:3. Нервное кольцо на расстоянии 240. Кутикула с явственной перекрестной волокнистостью, на апикальном конце вдвое тоньше, чем на остальной части тела. Клетки латеральных хорд на переднем конце тела относительно крупные, в 2 ряда, посередине тела в 3 ряда (рис. 4, $лх_1$—$лх_3$) Амфиды небольшим округлым отверстием, диаметром ≈4; карман небольшой Пищеводная трубка проникает в кутикулу на 1/2 ее толщины, без кантика, но слегка расширяясь к узкой стоме. Хвост широко округленный с небольшим остроконическим придатком длиной ≈30; его основание прикреплено ниже середины тела.

Хозяин — неизвестен.

Место и дата сбора Онежское озеро, дер. Горки у буя, с глубины 5—8 м, из ила с древесным детритом, 28 VIII 1978, 1 ♀ — постпаразитическая личинка (Н. П. Финогенова).

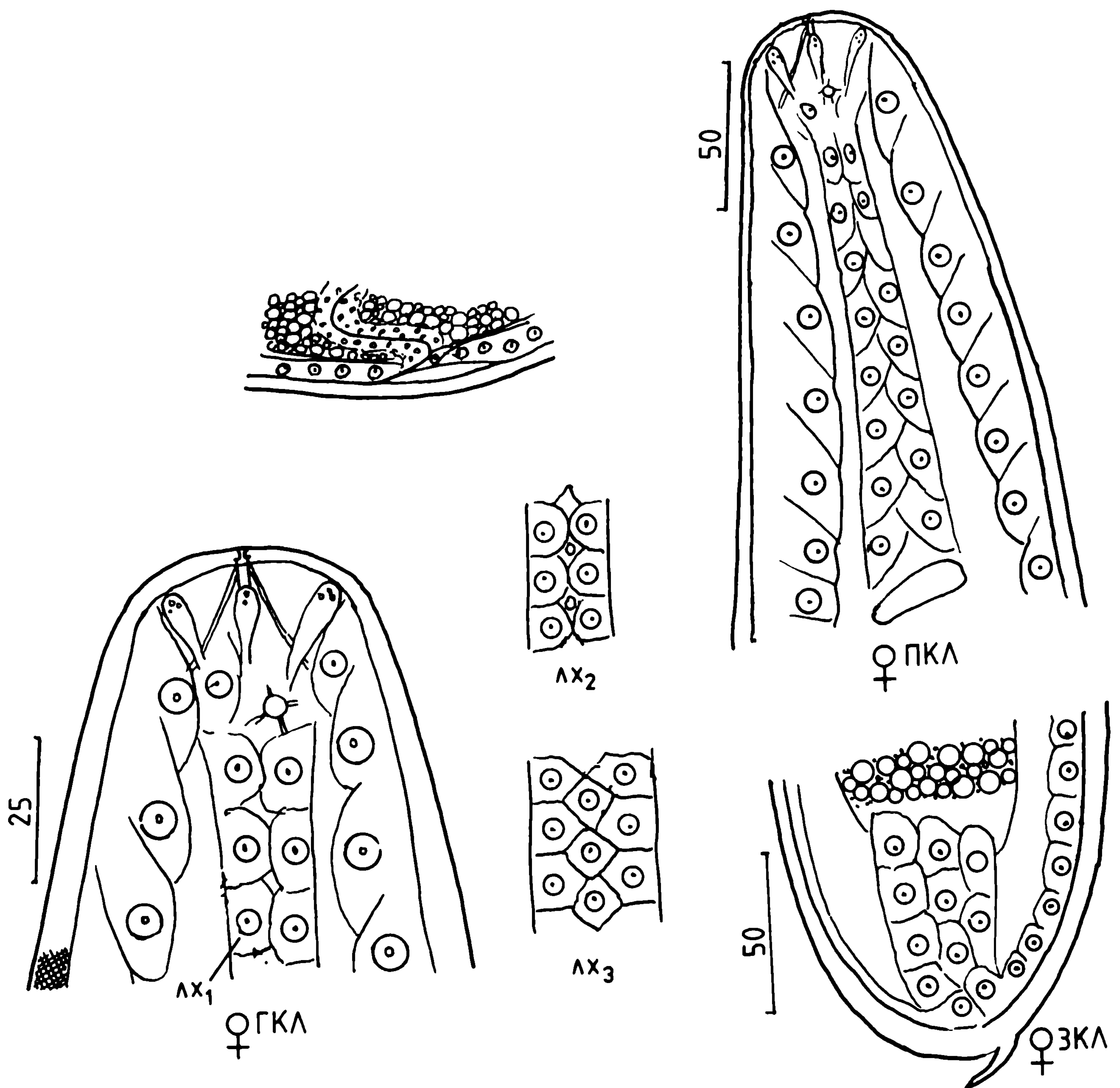


Рис. 4. *Limnomermis ochracea* sp. n., ♀ постпаразитическая личинка. *ПКЛ* передний конец тела личинки, *ЗКЛ* задний конец тела личинки, *ГКЛ* головной конец тела личинки, *лх₁* латеральные хорды.

Дифференциальные отличия От всех известных видов отличается мелкими размерами, поровидной формой амфидов, сильно *s*-образно изогнутым каналом вагины. В связи с этим отнесение этого вида к роду *Limnomermis* вызывает сомнения, что отмечено знаком ?.

Голотип — постпаразитическая личинка ♀ в препарате № 13652.

Brevimermis prorosea sp. n. (рис. 5)

Голотип — ♂. L=12,7 мм; a=91; b=≈4; c=70; c^1=1,8.

♂ Постпаразитическая личинка Диаметр тела на уровне: головных папилл — 50, нервного кольца — 135, наибольший — 140, ануса — 100, так что отношения будут 1:2,7:2,8:2. Нервное кольцо на расстоянии 320. Кутикула средней толщины, на головной капсуле ≈7,5, на заднем конце ≈6. Латеральные хорды на большей части тела из 3 рядов клеток; боковые ряды клеток крупнее и отделены от срединного явственными швами. 6 плоских

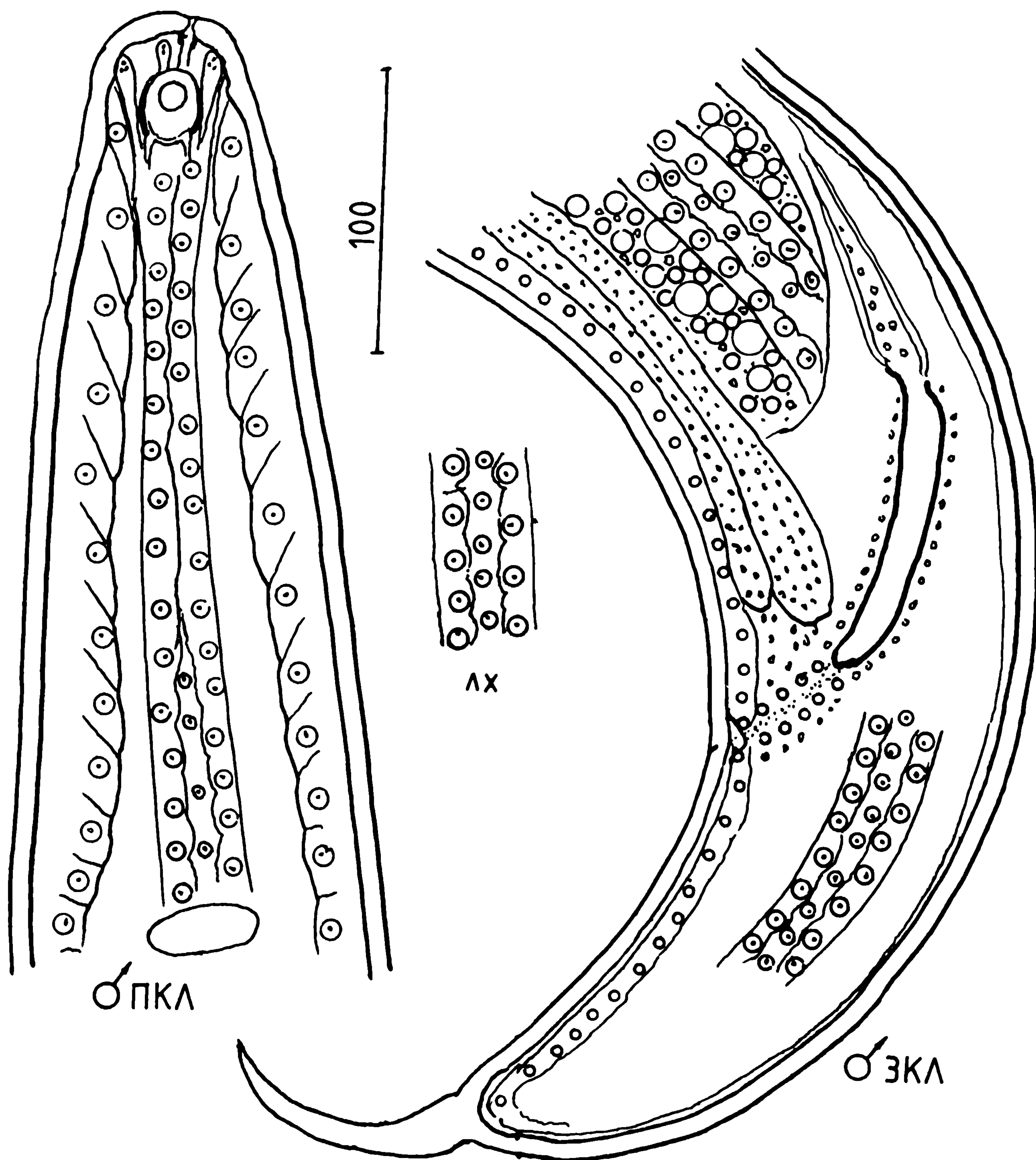


Рис. 5. ***Brevimermis prorosea*** sp. n., ♂ постпаразитическая личинка. *ПКЛ* передний конец тела личинки, *ЗКЛ* задний конец тела личинки, *лх* латеральная хорд

головных папилл на одном уровне. Амфиды крупные, их карман 25×20, с округлым отверстием диаметром ≈7, расположенным несколько позади переднего края. Рот сдвинут вентрально менее, чем на 1/2 радиуса по окружности папилл. Анус на расстоянии 180 от конца хвоста. Спикула не сужена к вершине, на конце закруглена; ее длина 105, ширина 12,5, так что длина превосходит ширину в 8,5 раза. Хвостовой придаток остроконический, длиной ≈100.

♀ и хозяин — неизвестны.

Место и дата сбора Онежское озеро, дер. Горки у буя, с глубины 5—8 м, из ила, 28 VIII 1978, 1 ♂ — постпаразитическая личинка в начале линьки (Н. П. Финогенова).

Дифференциальные отличия Отличается от других известных видов и, в частности, от наиболее близкого типового

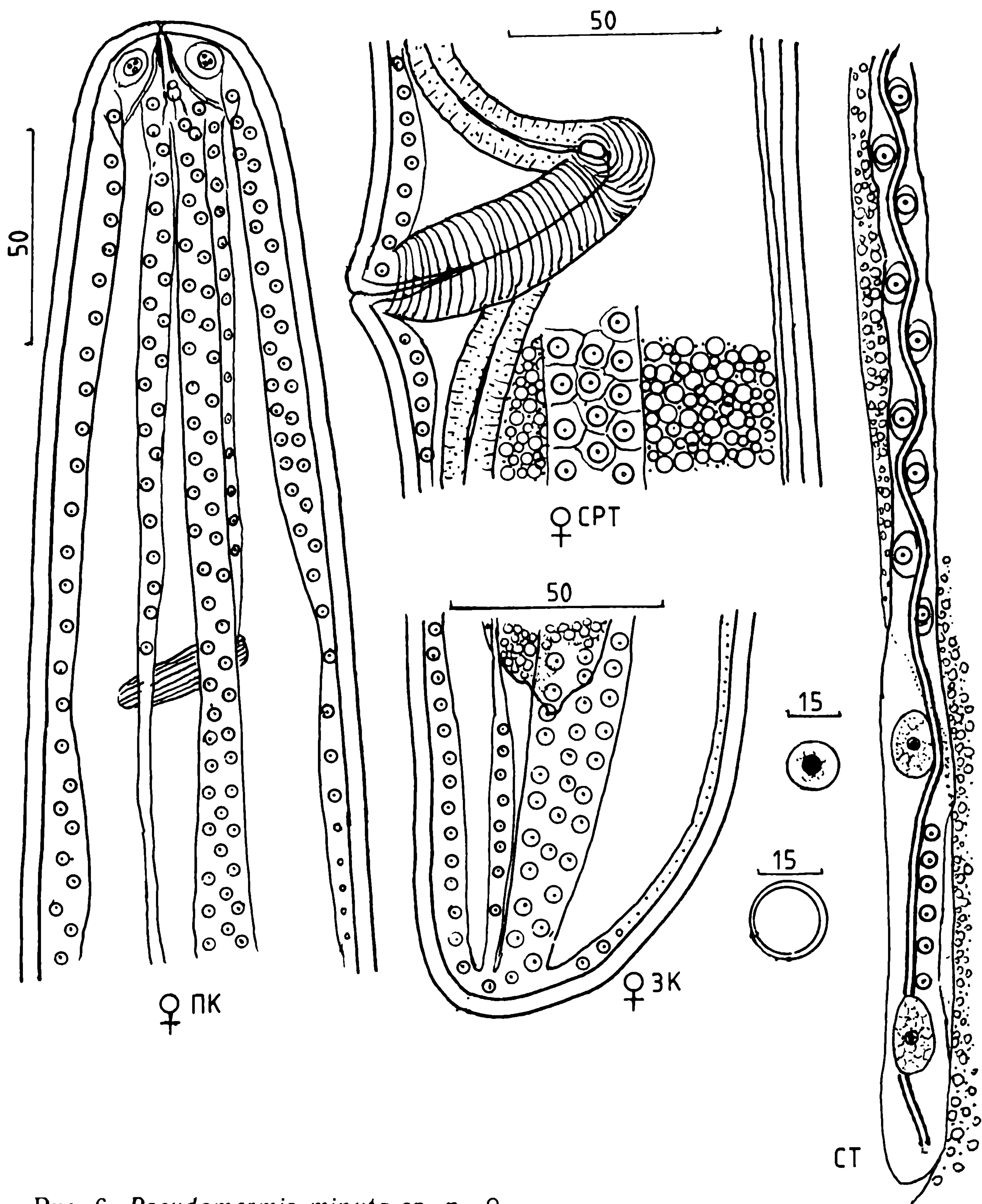


Рис. 6. *Pseudomermis minuta* sp. n., ♀.
ПК — передний конец тела, *ЗК* задний конец те: *СРТ* сере: *СТ*

вида *Brevimermis rosea* (Hagm.) почти конечным расположением рта, почти вдвое более крупными размерами кармана амфидов личинки, широкой, не суживающейся к вершине спикулой, длина которой превосходит таковую у *B. rosea* (105 против 80).

Голотип — ♂, линяющая постпаразитическая личинка в препарате № 13658.

Pseudomermis minuta sp. n. (рис. 6)

Голотип — ♀. L=5,8 мм; a=55; b=≈3; V=50%
Паратипы. L=5—6 мм; a=52–56; b=≈3; V=≈50%

♀. Диаметр тела на уровне: головных папилл — 36—38; нервного кольца — 76—80; вульвы — 100—110, заднего конца трофосомы — 80—82, так что отношения будут 1:2,3:2,8:2. Нервное кольцо на расстоянии 140—150. Выделительная пора на уровне нервного кольца. Кутикула тонкая — 4, без выраженной перекрестной волокнистости, одинаковой толщины по всему телу. Латеральные хорды на переднем конце тела относительно широкие, перед нервным кольцом с клетками в 4 ряда, причем вентральный ряд (по-видимому, гомологичный субвентральной хорде) обособлен от собственно латеро-дорсального. 4 головных папиллы на одном уровне. На большей части тела ширина хорд около 1/3—1/4 диаметра тела с клетками в 3 ряда. Амфиды мелкие, поровидные, их округлое отверстие позади уровня головных папилл. Рот конечный. Пищеводная трубка узкая, ее диаметр ≈2/3 толщины кутикулы; передний конец пищеводной трубки с утолщенными стенками, от которой косо назад простираются мускульные волокна; апикальный конец ее без кантика, проникает в стому. Стихосома с ядрами трех различных размеров (рис. 6, *СТ*), на передней половине (позади нервного кольца) 8 ядер средней величины, расположенных в шахматном порядке с дорсальной и вентральной сторон; на задней половине также 8 ядер, но между очень крупными (гомороцитами?), расположенными по концам задней половины, еще 6—8 мелких ядер, расположенных на дорсальной стороне над пищеводной трубкой. Трофосома на переднем и заднем концах приострена и образует выемку над крупными стихоцитами. Вульва прямая с выпяченными губами. Вагина цилиндрическая, слегка изогнутая и наклоненная. Яйцеводы относительно длинные ≈ $1^1/_2$—2 диаметров тела. Яичники полипропагаторные, с овоцитами в 3—4 ряда, относительно короткие и их общая длина с яйцеводами ≈1/2 или чуть более протяженности трофосомы. Овоциты очень мелкие, диаметром ≈15, шаровидные. Яйца у яйцекладущей ♀ значительно крупнее — 20—25 в диаметре и снабжены заметно выраженной оболочкой. Хвост тупой, широко-округленный.

♂ неизвестны.

М е с т о и д а т а с б о р а Онежское озеро, дер. Горки, у буя, с глубины 5—8 м, в песке с древесным детритом, 28 VIII 1978, 5 ♀ (Н. П. Финогенова).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы е о т л и ч и я От типового вида (у которого описана ♀) отличается почти вдвое меньшей длиной тела при той же толщине, так что a=52—56 против 70—75; вагина цилиндрическая, более узкая и она не перпендикулярна к продольной оси тела, как у типового вида; латеральные хорды спереди вдвое шире, с 4 рядами клеток против 2, а посередине из 3 рядов против 2; амфиды поровидные, а не грушевидные.

Голотип — ♀ в препарате № 13659.

Обсуждение

Описываемые здесь 6 видов из Онежского озера относятся к 6 разным родам. Все роды представлены значительным числом

видов в Европе и, насколько можно судить по имеющимся фрагментарным данным, распространены во всей Голарктике. Некоторые, как например, виды рода *Mesomermis* известны и за пределами Голарктики. *Mesomermis spp.* обнаружены и описаны из Центральной и Южной Америки, а также из Австралии и Эфиопской области. Тоже, вероятно, для родов *Limnomermis* и *Gastromermis*. Пока что немногие виды этих двух родов описаны из всех зоогеографических областей, кроме Австралии. Подобное распространение в какой-то мере может рассматриваться как свидетельство их значительного геологического возраста.

Описываемые в настоящей статье виды из Онежского озера всех 6 родов не отличаются резко выраженной морфологической обособленностью. Это и понятно. Олиготрофное Онежское озеро сравнительно молодо геологически. Его современное ложе создано и переработано в ледниковый период, т. е. геологически совсем недавно. Бросается в глаза лишь одна своеобразная особенность всех 6 видов: мелкие размеры, по сравнению с другими видами из западных и северо-восточных водоемов Европы. Объяснение этому явлению возможно заключается в том, что они паразитируют в сравнительно мелких хозяевах. Вероятнее всего, как и другие виды вышеупомянутых родов их хозяева — хирономиды. В бентосе проб, где собраны описываемые нами нематоды, численно доминируют мелкие виды провизорных хозяев — хирономид. К этому можно добавить то, что Онежское озеро отличается от западно-европейских и Вашуткиных озер не только огромными размерами, но рядом других условий местообитания хозяев и паразитов. Таковы сравнительно низкая температура придонного слоя воды. На средних глубинах озера ($\approx$30 м) она колеблется от 2° до 2,5° С зимой и от 4° до 6° летом. Крупные виды хозяев (а в связи с этим и их паразитов — мермитид) в массе развиваются на мелководье, в прибрежной зоне и мелких заливах, где температура в августе достигает 20—24° С. Обращает также внимание, что из 14 особей, относящихся к 6 видам, 12 — добыты в один день, в одной точке. Лишь две особи *Lanceimermis finogenovae* sp. n. добыты с глубины 78 м.

Этот необычно богатый сбор, подобно кладам, которые обнаруживают редко, но содержат много необычных монет, может служить новым подтверждением, высказанного еще И. Н. Филипьевым утверждения, что „число видов (мермитид), по-видимому, очень велико, гораздо больше, чем можно было предполагать по наличному материалу еще недавно“ (Филипьев, 1934 365).

ЛИТЕРАТУРА

Рубцов И. А. Мермитиды из бассейнов рек Вычегды и Усы в пределах Коми АССР Тр. Коми филиала АН СССР, Сыктывкар, 1971, т. 22, с 71—82.

Рубцов И. А. Водные мермитиды. Ч. I. Л., 1972а, 254 с.

Рубцов И. А. Новые и недостаточно описанные виды пресноводных мермитид (Nematoda, Mermithidae) из бассейна реки Печоры. Тр ЗИН АН СССР, 1972б, т. 52, с. 11--93.

Рубцов И. А. Пресноводные мермитиды Эстонии. Таллин, 1973, 172 с.
Рубцов И. А. Водные мермитиды. Ч. II. Л., 1974, 222 с.
Рубцов И. А. Новые виды мермитид (Mermithidae, Nematoda) из Эстонии и сопредельных областей. I. Изв. АН Эстонской ССР, т. 27, Биология, 1978, № 4, с. 284—294.
Рубцов И. А. Новые виды мермитид (Mermithidae, Nematoda) из Эстонии и сопредельных областей. II. Роды *Quadrimermis*, *Aquaemermis* и Pseudomermis.— Изв. АН Эстонской ССР, т. 28, Биология, 1979, № 2, с. 107—115.
Филипьев И. Н. Нематоды, вредные и полезные в сельском хозяйстве. М.— Л., 1934, 440 с.

I. A. Rubzov

NEW SPECIES OF MERMITIDS FROM ONEGA-LAKE

The discription of *Mesomermis zhadini* sp. n., *Spiculimermis onegaensis* sp. n., *Lanceimermis finogenovae* sp. n., *Brevimermis prorosea* sp. n., *Limnomermis* (?) *ochracea* sp. n., *Pseudomermis minuta* sp. n. are presented. A feature these species have in common is the small dimensions in comparison with other species of these genera.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

Л. А. Кутикова

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ФАУНЫ КОЛОВРАТОК ОЗЕРА БАЙКАЛ

Стабильность научного интереса к исследованию оз. Байкал поддерживается как уникальностью этого пресноводного огромного водоема нашей планеты, так и ярким своеобразием его богатейшей фауны, требующей полной систематизации и каталогизации. По числу видов, представленных в фауне озера, коловратки занимают первое место из червей, а из остальных групп уступают лишь бокоплавам и моллюскам (Мазепова, 1975).

Коловратки в оз. Байкал отмечены в первых же работах по планктону, когда в районе Горячинска были найдены 3 вида — *Asplanchna herricki*, *Keratella cochlearis* и *Kellicottia longispina* (Яхонтов, 1904). Более полные сведения поступили при обработке материалов, собранных экспедицией Московского университета. Н. В. Воронков (1917) приводит 22 вида коловраток из литорали, выделив *Notholca grandis* и *N striata var intermedia*. В. А. Яшнов (1922), несмотря на небольшое число проб (20 проб), описал 2 эндемичных вида — *Synchaeta pachypoda* и *Notholca baicalensis*, а также несколько видов, названных f. frigida. Его исследования, проведенные в период крайне слабой разработки систематики коловраток, все же показали, сколь своеобразна и эндемична фауна байкальских коловраток, в особенности рода *Notholca*. Как эндемичные байкальские виды были описаны *Albertia woronkovi* (Зенкевич, 1922), *Notholca lyrata*, *N. olchonensis* и *N. jasnitskii* (Тихомиров, 1927, 1929). К этому же периоду исследований следует отнести работы В. Н. Яснитского (1926), который провел вариационно-статистическое исследование 3 видов (*Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Kellicottia longispina*). Не касаясь исследований систематических признаков, он пришел к выводу о более крупном и однородном размерном составе коловраток из открытой (северной) части озера по сравнению с заливами и прибрежными частями озера, где один вид представлен смесью различных форм. В южной части озера было найдено 9 видов коловраток А. С. Скабичевским (1935) Интересны замечания по коловраткам в работах И. К. Вилисовой (1954).

Наиболее углубленное исследование фауны коловраток оз. Байкал на большом материале (858 проб), полученном количественными стационарными сборами в районе пос. Большие Коты, было проведено К. С. Гайгаласом (1958). В его списке коловраток, известных для фауны озера, содержится 48 видов и 16 форм. Особый интерес вызывает описание видов рода *Notholca*, хотя таксономическая характеристика этого рода и в этот период была несовершенной, впрочем, как и вообще коловраток.

Таблица 1

Сводная систематическая таблица байкальских коловраток

Отряд	Семейство	Род	Число видов (эндемики)
Monimotrochida	Filiniidae	*Filinia*	2
	Flosculariidae	*Floscularia*	1
	Conochilidae	*Conochilus*	2
		Conochiloides	1
	Testudinellidae	*Testudinella*	1
		Pompholyx	1
Paedotrochida	Collothecidae	*Collotheca*	3
Bdelloida	Philodinidae	*Philodina*	2
		Rotaria	1
Ploimida	Brachionidae	*Brachionus*	8
		Platyias	1
		Keratella	5
		Kellicottia	1
		Notholca	17(13)
		Anuraeopsis	1
	Euchlanidae	*Euchlanis*	7(1)
	Collurellidae	*Colurella*	6(1)
		Lepadella	3
	Mytilinidae	*Mytilina*	2
	Trichotriidae	*Trichotria*	3
	Epiphanidae	*Epiphanes*	1
	Lecanidae	*Lecane*	8(1)
	Proalidae	*Bryceella*	1
		Proales	3
	Asplanchnidae	*Asplanchna*	3
	Synchaetidae	*Synchaeta*	10(4)
		Polyarthra	7
		Ploesoma	1
		Bipalpus	1
		Notommata	1
	Gastropodidae	*Gastropus*	1
		Ascomorpha	1
	Trichocercidae	*Trichocerca*	15(1)
		Cephalodella	16(1)
	Notommatidae	*Resticula*	1
		Enteroplea	1
	Dicranophoridae	*Dicranophorus*	7(2)
		Encentrum	5(1)
		Inflatana	1(1)
		Wierzejskiella	1
		Albertia	1(1)
Всего: 4	20	41(1)	15[illegible](27)

С 60-х годов на фоне интенсивных исследований зоопланктона оз. Байкал (Шнягина (Помазкова), 1963; Мазепова, 1963; Помазкова, 1970 и др.) начались специальные таксономические работы по коловраткам (Кутикова, 1964; Васильева, Кутикова, 1969; Кутикова, Васильева, 1982; Кутикова, 1985; Кутикова, Аров, 1985; Аров, 1985), с 70-х годов — эколого-продукционные (Помазкова, 1971, 1975; Васильева и Никулина, 1974; Васильева и Помазкова, 1976) В эти годы описано много новых и эндемичных для фауны

Байкала коловраток и дан анализ их роли в энергетическом балансе озера.

Настоящая работа содержит результаты исследований, проведенных в разные времена года в 1972—1974 гг на стационаре биологической станции Иркутского университета в пос. Большие Коты. Инициатором и организатором этих исследований была Г Л. Васильева. Автору была предоставлена возможность работать в лаборатории станций, использовать помощь аквалангистов при сборе материалов на литорали, а также участвовать в специальном рейсе научного катера „Профессор М. М. Кожов" (руководитель Г И. Помазкова) в июне 1973 г когда можно было работать с живым материалом в заливах Мухор, Загли, в Малом Море, в Чивыркуйском и Баргузинском заливах. В итоге автором обработано 114 проб in vivo и более 100 проб, фиксированных 3% формалином из планктонной коллекции станции. Кроме того, автор участвовал в обработке проб, переданных Е. И. Николаевой и Л. А. Левковской из заливов и соров озера (Провал, Посольский сор, Малое Море) Автор благодарит О. М. Кожову, Г Л. Васильеву, Г И. Помазкову и В. М. Каплина за помощь и поддержку в работе. Микрофотографии преимущественно живых коловраток были сделаны при содействии В. М. Каплина на МБИ-6.

В настоящей работе автор стремился обобщить и критически осмыслить данные по видовому составу байкальских коловраток, как свои собственные, так и приводимые различными исследователями. В табл. 1, 2 представлено 153 вида и 179 видовых и подвидовых категорий коловраток, относящихся к 41 роду и 20 семействам; из них байкальских эндемиков — 1 род и 29 видов и подвидов. Анализируя таксономическую структуру фауны коловраток оз. Байкал, можно заметить, что эндемичные виды развились в родах, представленных наибольшим числом видов (*Cephalodella*, *Colurella*, *Dicranophorus*, *Encentrum*, *Euchlanis*, *Lecane*, *Notholca*, *Synchaeta*, *Trichocerca*). Особый интерес вызывает род *Notholca*, претерпевающий в настоящее время активное видообразование.

Исходя из критериев вида в этом роде (Kutikova, 1980), подлежат выделению в качестве новых видов и подвида *Notholca beta* sp. n., *N. obriculata* sp. n., *N lamellifera jashnovi* subsp. n. Голотипы хранятся в коллекции коловраток Зоологического института АН СССР.

Notholca beta, sp. n. (рис. 1, 2; 3, 4, *вклейка*).

Панцирь почти ромбовидный или ромбовидно-округлый, плоский, тонкий, прозрачный. Линии боковых краев панциря постепенно вниз расходятся до 2/3 его длины, затем образуя более или менее закругленные боковые углы, конически сужаются и перехватом переходят в задний шип. По переднему спинному краю 6 парных шипов. Срединные шипы с широким основанием, иногда острыми вершинами наклоненными внутрь, разделены довольно глубокой выемкой. Промежуточные шипы очень короткие, треугольные. Боковые шипы равные или немного превышающие срединные, острые,

Таблица 2

Видовой состав

Виды и подвидовые категории	Районы исследования коловраток											Распространение				
	северный	средний				южный					озера	открытый Байкал				
		Чивыркуйский залив	Баргузинский залив	Малое море	другие районы	Большие Коты	Провал, сор	Селенгинское мелководье	Посольский сор	южная оконечность		глубоководные районы	литораль		палеарктические	
Albertia woronkovi Zenk.		11														+
Anuraeopsis fissa (Gosse)									7,32					+	+	
Ascomorpha ecaudis Perty						10					+	+			+	
Asplanchna herricki Guer	18	27, 32, 33	18, 33	8, 10, 27	9, 31	10		17, 18, 27	7, 26		+	+	+	+	+	
A. priodonta Gosse	18	18, 31, 33	18, 29	8, 10, 16, 29, 33	9, 33	10, 21, 18, 29, 33	33	17, 18	7, 16, 18, 33	22, 29	+	+	+	+	+	
A. p. helvetica Jmh.						33					+	+		+		
A. sieboldi (*Leyd.*)	18				18									+	+	
Bipalpus hudsoni (*Jmh.*)		10, 18, 32	18, 32	8, 16, 18	9, 33		33		16, 18, 33				+	+	+	
Brachionus angularis Gosse			33	16	16, 33			10						+	+	
B. a. bidens Plate								10						+	+	
B. bennini Leiss							33							+	+	
B. calyciflorus Pal.					16		33	10	33					+	+	
B. c. anuraeiformis Brehm					16		33	10						+	+	
B. c. dorcas Gosse								10						+	+	
B. c. spinosus Wierz.								10						+	+	
B. diversicornis (Dad.)	10, 18	18, 33					10							+	+	
B. leydigii Cohn									10					+	+	
B. l. quadratus Rouss									10					+	+	
B. l. tridentatus Zern.									10					+	+	
B. quadridentatus Herm.			10				33	10, 18	16					+	+	
B. q. brevispinus Ehr							33	10						+	+	
B. q. melheni Barr et Dad								10						+	+	
B. q. ancylognathus Schm.								10						+	+	
B. q. cluniorbicularis Skor.								10						+	+	
B. sericus Rouss.							33			12, 22			+	+	+	
B. urceus (Linn.)					9		10, 33	10		12, 16, 22				+	+	

Bryceella tenella (Bryce)					3	3		3				+	+	+	
Cephalodella auriculata (Müll.)								3					+	+	
C. catellina (Müll.)		33						3				+	+	+	
C. eudelicata Wulf.						3						+	+	+	
C. eva (Gosse)						33						+	+	+	
C. gibba (Ehr.)				3	3	33			33			+	+	+	
C. g. microdactyla (Koch-Alt.)						33						+	+	+	
C. globata (Gosse)						33						+	+	+	
C gracilis (Ehr.)						3						+		+	
C. limosa Wulf.						33						+		+	
C. megalocephala (Glass.)						3						+		+	
C. m. rotunda Don.						33						+		+	
C. poitera Myers									33			+		+	
C. stenroosi Wulf.		33				33						+		+	
C. sterea (Gosse)						3						+		+	
C. strigosa Myers					3							+		+	
C. tenuior (Gosse)						3						+		+	
C. ventripis (Dix.-Nut.)					3	3, 33	3					+	+	+	
C. vittata Kut.						33						+			
Collotheca mutabilis (Huds.)	2, 10	10, 33	33		10	3, 18, 33		10, 18	18, 33		+	+	+	+	
C. orhata natans (Tschug.)						33						+		+	
C. pelagica (Rouss.)				8, 16				18	33		+		+	+	
Colurella colurus (Ehr.)					3	3	3			33		+	+	+	
C. c. compressa Lucks						3						+	+	+	
C. gastracantha Hauer						3						+		+	
C. geophila Don.						3						+		+	
C. grandiuscula Kut. et Arov.			15		15	15			15			+			+
C. obtusa (Gosse)					3	3	3	3				+	+	+	
C. uncinata (Müll.)						3, 33		3				+	+	+	
Conochiloides coenobasis Skor									33				+	+	
Conochilus hippocrepis (Schr.)	10	18, 33						18	33				+	+	
C. unicornis Rouss	1, 10, 18	9, 32, 33		8, 16				33	7, 33	22	+	+	+	+	
Dicranophorus facilis Kut.						33						+			+
D. hercules Wisz.							3					+		+	
D. leptodon Wisz.						33						+		+	
D. longidactylum Fad.						33			33			+		+	
D. lütkeni (Berg.)						33						+		+	
D. riparius Kut.		33				33				33		+			+
D. robustus Har. et Myers						3						+		+	

Продолжение табл. 2

Виды и подвидовые категории	Районы исследования коловраток											Ра[illegible]пространение				
	северный	средний				южный					пелагиаль озера	открытый Байкал				
		Чивыркуйский залив	Баргузинский залив	Малое море	другие районы	Большие Коты	Провал, сор	Селенгинское мелководье	Посольский сор	южная оконечность		глубоководные районы	литораль		палеарктические	
Encentrum parvum Don.						33							+		+	
E. putorius Wulf.				33	3, 33	3 33							+		+	
E. sutor Wisz.						3							+		+	
E. (*P*) *plicatum* (Eyf.)						33							+		+	
E. (*P.*) *umbonatum* Kut.						33							+			+
Enteroplea lacustris Ehr									33					+	+	
Epiphanes brachionus (Ehr.)						19								+	+	
Euchlanis deflexa Gosse		32, 33							33				+	+	+	
E. dilatata Ehr	10	10, 19, 33	10	8, 10, 18			33	10, 18	18, 33				+	+	+	
E. d. unisetata Leyd.							33		33				+	+	+	
E. incisa Carl.									33				+	+	+	
E. ligulata Kut. et Vass.		33	33	33	33	33			33	33			+			+
E. lucksiana Hauer			33	16, 33					16, 33		33			+	+	
E. pyriformis Gosse									33				+		+	
E. triquetra Ehr		27												+	+	
Filinia longiseta (Ehr.)	10	9, 32, 33		8, 10, 16				10, 16, 33	18, 33					+	+	
F. terminalis (Plate)	2	33	33	16, 33		21,33	33	17	33	22	1	+	+	+	+	
Floscularia sp.					32											
Gastropus stylifer Jmh.		9, 19, 27, 33	23, 33	8, 16, 19, 27		33	19, 27	33						+	+	
Inflatana pomazkovae Kut.						33							+			+
Kellicottia longispina (Kell.)	2, 19	9, 28, 32, 33	23, 33	8, 16 32	19, 28, 31	10, 19, 21, 29, 33	33	16, 17	16, 33	19	1, 10, 33	+	+	+	+	
Keratella cochlearis (Gosse) (включая v. *baicalensis* Gaig.)	2	9, 23, 28, 33		8, 16 17, 28, 32	31	2, 19, 21, 29, 33	33	1, 16, 17, 28	16, 33		10, 28	+	+	+	+	
K. tecta (Gosse)		9, 32, 33		32			33	32	33					+	+	
K. c. hispida (Laut.)		9, 32, 33						32	33					+	+	

K. hiemalis Carl.		33					33							+	+	
K. irregularis (Laut.)	33													+	·	
K. quadrata (Müll.) (включая v *baicalensis* Gaig.)	2, 19	28, 32, 33	23	8, 9, 16, 32, 33	19	3, 19	33	16, 17, 28, 32	16, 18, 33	22	10, 18	+			+	
K. q. frenzeli (Eckst.)						33	33		33			+		+	+	
K. valga (Ehr.)		10, 32, 33	33	10, 33			10	10	10					+	+	
Lecane luna (Müll.)		32, 33						32						+	+	
L. flexilis (Gosse)						33				12			+		+	
L. inermis (Bryce)										12			+		+	
Lecane (Monostyla) aspersa Kut. et Ar		15	15			3, 15				15			+			+
L. (M.) cornuta (Müll.)				16					16				+		+	
L. (M.) decipiens (Murr)										12, 33			+	+	+	
L. (M.) lunaris (Ehr.)		9, 32		8		10			7, 18, 33				+	+	+	
L. (M.) pyriformis (Dad.)										12, 33			+	+	+	
Lepadella acuminata (Ehr.)						3							+	+	+	
L. ovalis (Müll.)				8					18, 33				+	+	+	
L. patella (Müll.)						3							+	+	+	
L. p. oblonga (Ehr.)		32											+	+	+	
Mytilina mucronata (Müll.)		33							33				+	+	+	
M. videns (Lev.)				8					26					+	+	
Notholca acuminata (Ehr.)	2	31	23	8	16	18, 29	33	17, 33	26, 33					+	+	
N. a. extensa (Ehr.)								10						+	+	
N. baicalensis Jasch.		32				33							+			+
N. beta Kut.		33		10		33		10					+			+
N. determinata Vass. et Kut.		32		10		33		17					+			+
N. gaigalasi Kut.								10					+			+
N. grandis Voron.	2	32		8, 16, 18	16	21, 33	33	17	7, 33	22	1, 10, 18	+	+	+		+
N. intermedia Voron.		33		16, 33	9, 32	10, 21, 33	33	18	16, 33	22	1, 10	+	+	+		+
N. jasnitskii Tikhom.				16		10, 25	33						+			+
N. kozhovi Vass. et Kut.					3	3, 33	33		16				+			+
N. labis Gosse		9, 32, 33				3	33	17	18, 33				+	+	+	
—																
N. labis limnetica Lev		32		7, 8				7, 10, 16, 17	7					+	+	
N. lamellifera Vass. et Kut.		32		16		33	33		33			+	+			+
N. lamellifera jashnovi Kut.		32		8, 10, 33		33		7	7, 18, 33				+			+
N. lyrata Tikhom.				24									+			+
N. olchonensis Tikhom.				8, 16, 24		33	33		33				+			+

Продолжение табл. 2

Виды и подвидовые категории	Районы исследования коловраток											Распространение				
	северный	средний				южный					гиаль озера	открытый Байкал				
		Чивыркуйский залив	Баргузинский залив	Малое море	другие районы	Большие Коты	Провал, сор	Селенгинское мелководье	Посольский сор	южная оконечность		глубоководные районы	литораль		палеарктические	
N. o. deviata Vass. et Kut.						33							+			+
N. orbiculata Kut.							33						+			+
N. rectospina Kut.		33	18, 33	16, 33	33	33	33		33				+			+
N squamula (Müll.)		9, 32, 33		8, 10, 16	16	29, 33	33	10, 17, 18	7, 33				+	+	+	
N. s. frigida Jasch.		32											+		+	
N. triarthroides Skor		32		8, 16		33	33	16	18, 26, 33				+		+	
Notommata pachyura (Gosse)									33				+		+	
Philodina acuticornis odiosa Milne						33							+	+	+	
Philodina vorax (Jans.)										12			+	+	+	
Platyias polyacanthus (Ehr.)									33				+	+	+	
Ploesoma truncatum (Lev.)	10	18	18				10						+	+	+	
Polyarthra euryptera Wierz.		18	18	18										+	+	
P. longiremis Carl.									33					+	+	
P. dolichoptera Jdel.		33	33	17, 33	33	33	33		33		+	+	+	+	+	
P. luminosa Kut.		33	33						33					+	+	
P. major Burck.	18	18, 33	18, 33						33					+	+	
P. remata Skor.			33											+	+	
P. vulgaris Carl.	18	18			18									+	+	
Pompholyx complanata Gosse		33		16										+	+	
Proales globulifera (Hauer)						33							+		+	
P. halophila Rem.						3, 33							+		+	
P. theodora (Gosse)						33							+		+	
Resticula nyssa Harr et Myers						33							+		+	
Rotaria rotatoria (Pall.)						33							+	+	+	
Synchaeta cecilia Rouss.				33										+	+	
S. grandis Zach.		18, 32	33	33	33	33	10	10, 17	33		33	+		+	+	
S. kitina Rouss.						3, 18, 33	33		33			+		+	+	

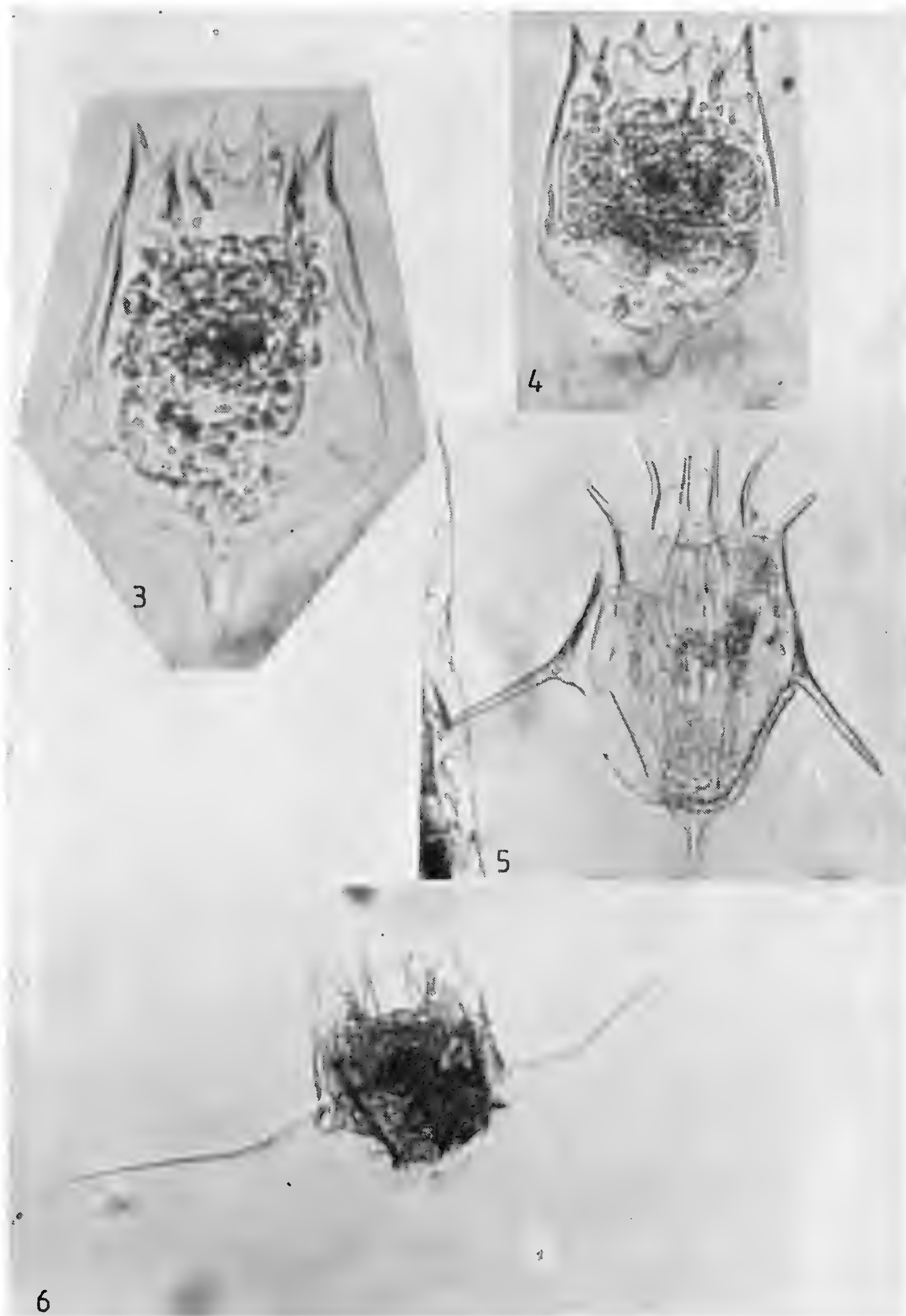


Рис. 3—6. *Notholca beta* sp. n. — 3, 4; *N. olchonensis* — 5; *N. triarthroides* — 6.

Зак. 2041



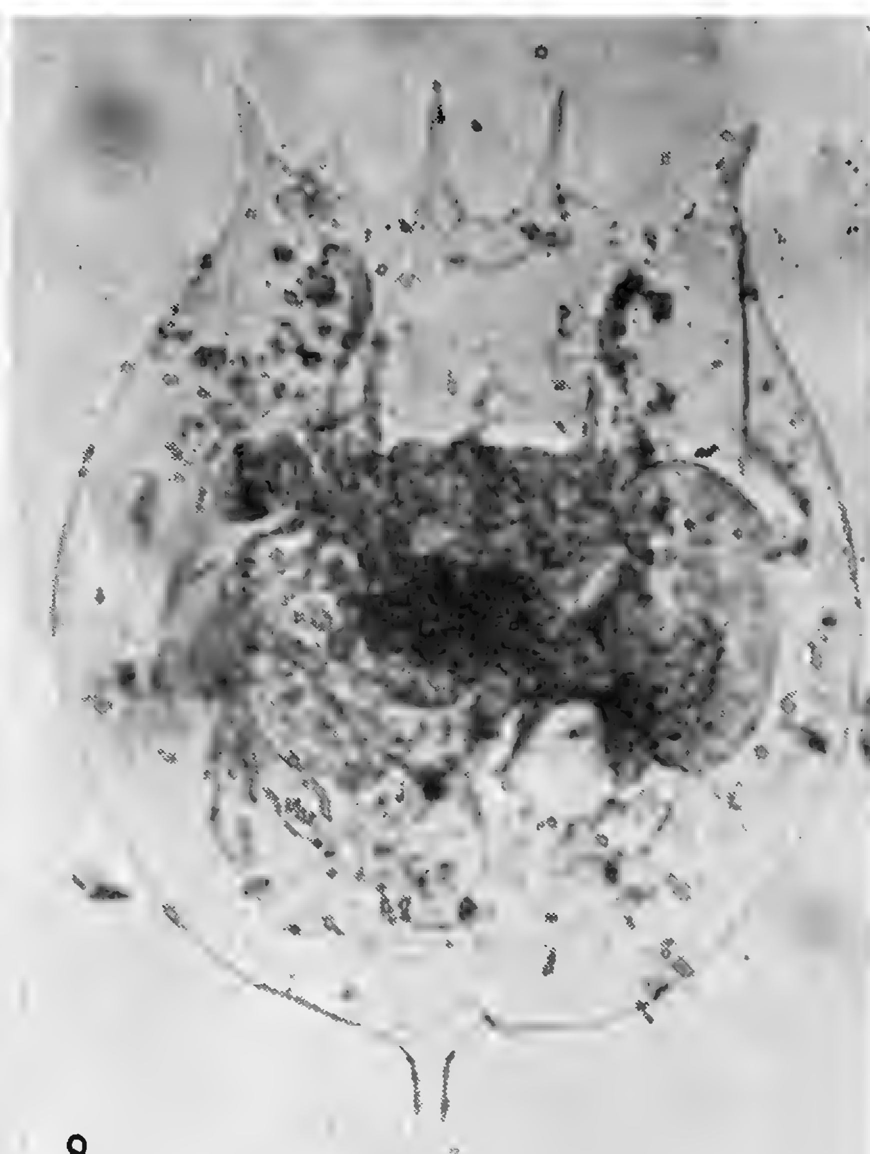
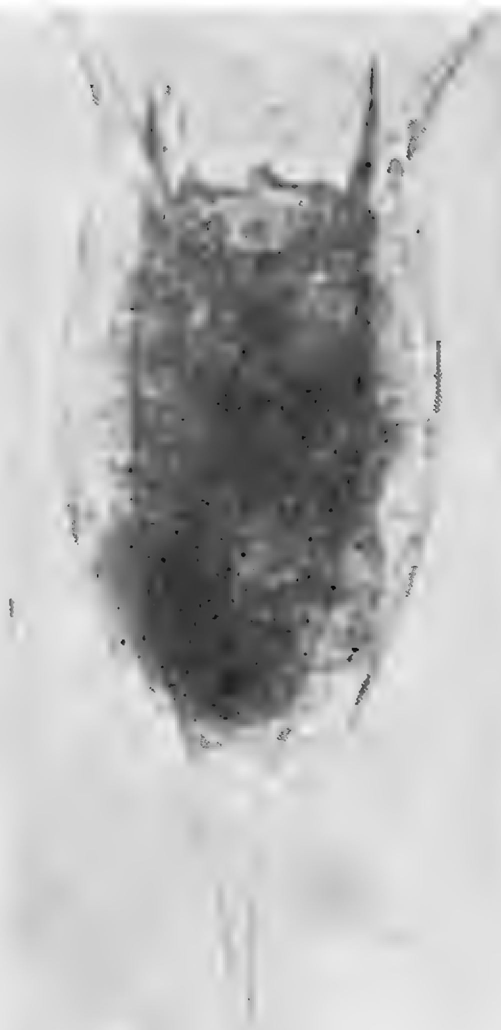






Рис. 7, 8, 10, 11. *Notholca baicalensis* — 7; *N. orbiculata* sp. n. — 8; *N. kozhovi* 10, 11.



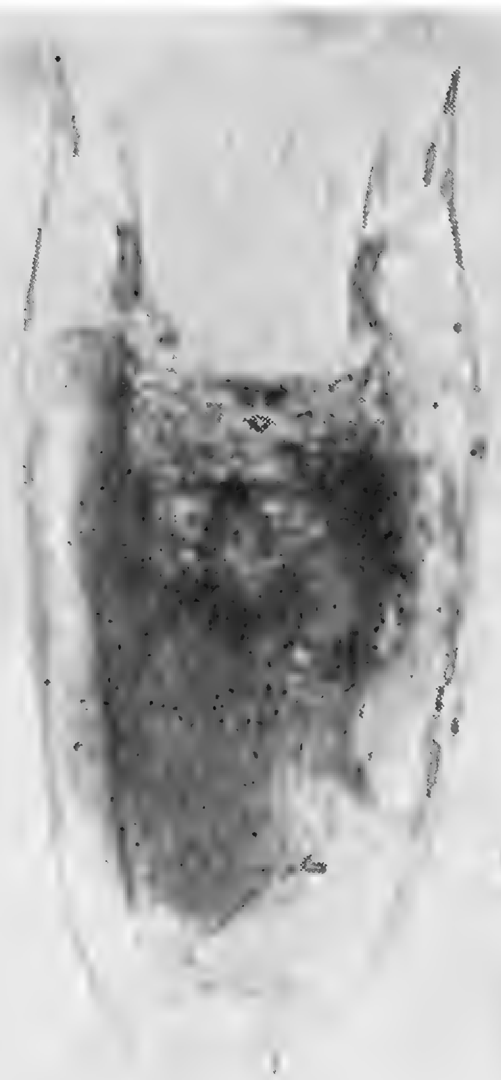






Рис. 12, 14—16. *Notholca lamellifera* — 12; *N. l. jashnovi* subsp. n. — 14; *N. l. determinata* — 15; *Keratella quadrata baicalensis* — 16.









Рис. 17—20. *Trichocerca vassiljevae* — 17; *Euchlanis ligulata* — 18; *Notholca intermedia* — 19; *N. rectospina* — 20.

S. oblonga Ehr.									18, 33					+	+	
S. pachypoda Jasch.	2	32	23	8, 16		10, 29, 33	33	16, 17	18, 33		1, 10, 21	+				+
S. pachypoida Kut. et Vass.				8, 16		33	33		33			+				+
S. pectinata Ehr.		32, 33	10	8, 10			10	10, 17	7, 18, 33		10			+	+	
S. promula Kut. et Vas.				16		6	6, 33					+	+			+
S. rufina Kut. et Vas.			6	6, 16		6					6	+	+			+
S. stylata Wierz.	2	33	10, 33		18, 33	3, 33	33	10, 17	18, 33	18	10, 18, 33	+	+	+	+	
Testudinella patina (Herm.)		33		8	9		33	16, 18	18, 33				+	+	+	
Trichocerca capucina Wierz. et Zach.		18, 32	33	16	33			16	16, 26, 33					+	+	
T cylindrica (Jmh.)				8	9		33	10, 16	7, 26, 33					+	+	
T longiseta (Schr.)		32, 33		33	9		33	16						+	+	
T pusilla (Laut.)		33							33					+	+	
T rattus carinata (Ehr.)		32			9				33					+	+	
T stylata Gosse					9				26, 32, 33					+	+	
T. (Diurella) brachyura (Gosse)						3	3						+		+	
T (D.) cavia (Gosse)						3						+		+		
T (D.) intermedia (Stenr.)						33						+		+		
T (D.) rousseleti Voigt		18, 32		9					33					+	+	
T (D.) similis (Wierz.)		33												+	+	
T (D.) taurocephala (Hauer)						33							+	+	+	
T (D.) tigris (Müll.)						33							+		+	
T (D.) vassiljevae Kut						14, 33							+		+	+
T (D.) weberi (Jenn.)						33							+		+	
Trichotria curta (Skor.)		33		16		33							+	+	+	
T pocillum (Müll.)		32, 33		16	9				33				+	+	+	
T tetractis (Ehr.)		32		8	9		33		7, 18, 26, 33				+	+	+	
T. t. caudata (Lucks.)						33							+		+	
Wierzejskiella sabulosa Wisz.							3							+	+	

Примечание. Цифры, проставленные в графах таблицы, означают фамилии исследователей коловраток в данном районе оз. Байкал: *1, 2* — Афанасьева (1977, 1983); *3* — Аров (1985); *4* — Васильева (1964); *5, 6* — Васильева, Кутикова (1969, 1982); *7, 8* — Вилисова (1954, 1959); *9* — Воронков (1917); *10* — Гайгалас (1958); *11* — Зенкевич (1922); *12* — Коноплева, Помазкова (1976); *13, 14* — Кутикова (1964, 1985); Кутикова, Аров (1985). *16* — Левковская (1977); *17* — Мазепова (1963); *18—21* — Помазкова (1970, 1971, 1974, 1975); *22* — Помазкова, Коноплева (1977); *23* — Скабичевский (1935); *24, 25* — Тихомиров (1927, 1929); *26* — Шнягина (1963); *27—30* — Яснитский (1923, 1926, 1930, 1934); *31* — Яхонтов (1903); *32* — Яшнов (1922, 1923); *33* — данные автора.

Виды рода *Polyarthra* большинство авторов, за исключением Помазковой (1970), объединяли под названием *P. trigla* Ehr. (= *P. platyptera* Ehr.).

7 Заказ 2041

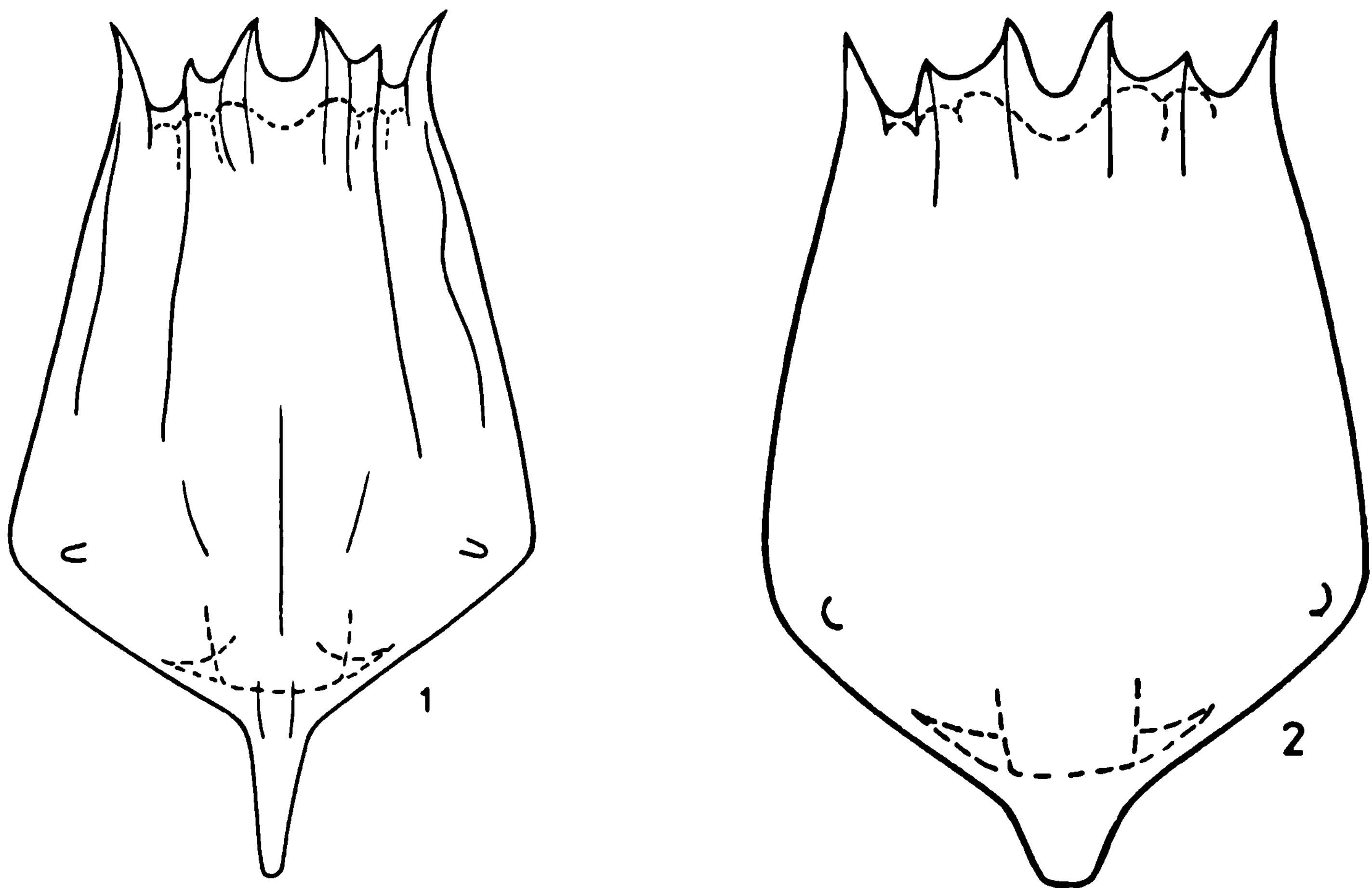


Рис. 1—2. *Notholca beta* sp. n.

иногда отогнутые кнаружи. От вершин шипов идут короткие продольные гребни. Передний брюшной край панциря с 6 округлыми невысокими выступами, разделенными срединной широкой выемкой. Задний шип хорошо обособлен от туловища, конический, заметно варьирующий в длине и форме. Задний брюшной край закругленный с большими крыловидными складками. Боковые щупальца почти напротив боковых выступов панциря.

Общая длина панциря 168—212; ширина у переднего края 76—84 (по Гайгаласу — до 94), максимальная — 116—132, у основания заднего шипа 20—28 мкм. Длина передних спинных шипов: срединных 16—22, промежуточных 4—8, боковых 16—22; длина заднего шипа 20—40, толщина его на конце 20—28; расстояние между концами складок брюшной пластинки 60 мкм.

Впервые найден и описан как *Notholca* „*B*“ К. С. Гайгаласом (1958). Несколько десятков экземпляров этого вида им было обнаружено в 3—4 км от берега против устья р. Селенги (июнь 1953), а затем в заливе Мухор (Малое море, июль). Нами *N. beta* в нескольких экземплярах был найден в Чивыркуйском заливе (бухта Загли и Фертик, август 1972) в планктонных сборах в прибрежье (глубина 0,5—1 м) над песчано-каменистым дном, а также в конце мая в заливе Провал. В этих же пробах находились эндемики озера — *N. rectospina*, *N. intermedia*, *N squamula*, *Euchlanis ligulata*, *Monostyla aspersa*, а также обычные палеарктические виды — *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta stylata*, *Gastropus stylifer*, *Kellicottia longispina*, *Filinia terminalis*, *Collotheca mutabilis*, *Euchlanis deflexa*, *Lecane luna*, *Trichocerca longiseta*.

От известных *Notholca* отличается угловатыми боковыми выступами панциря, чем сходен с *N. angulata* (Daday, 1906), найденным в устье р. Ханган (Монголия) Однако у *N. beta* углы более или менее закруглены, поверхность панциря без продольной штрихо-

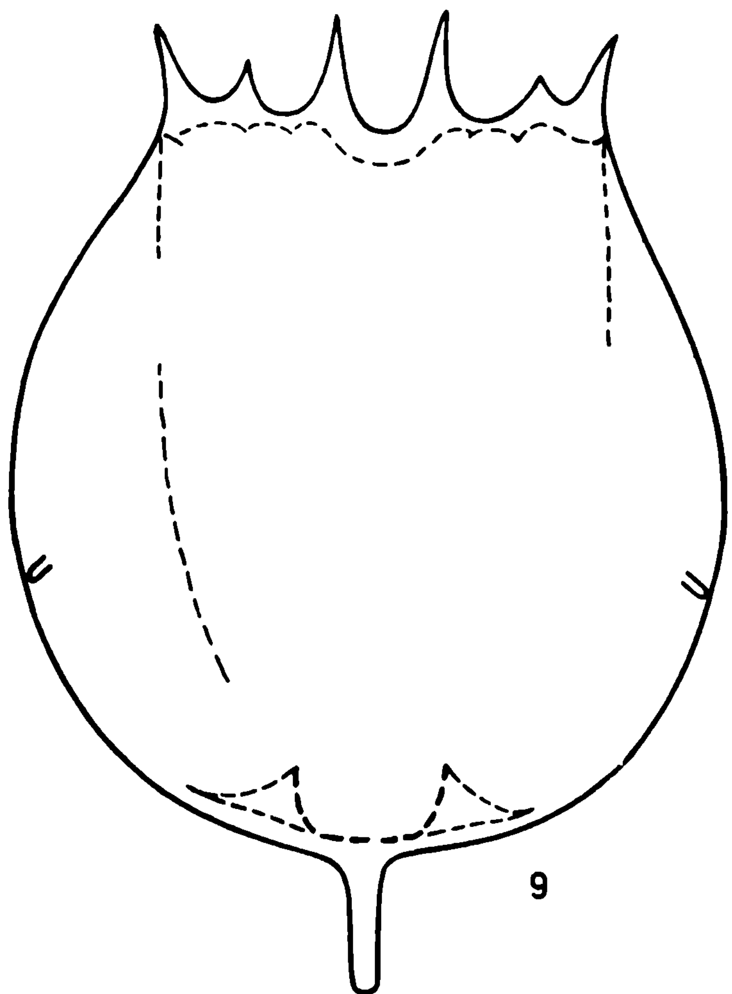


Рис. 9. *Notholca orbiculata* sp. n.

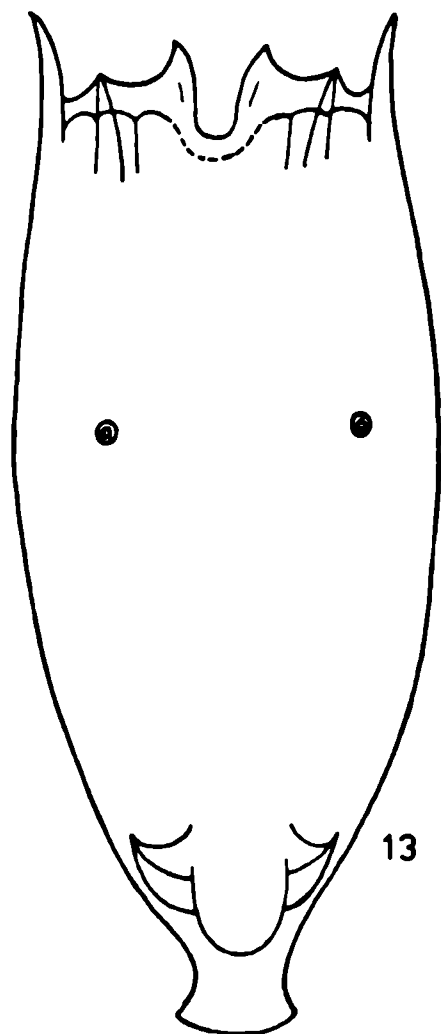


Рис. 13. *Notholca lamellifera jashnovi* subsp. n.

ватости и шипы переднего спинного края заметно различаются.

Оба вида могут быть помещены в ряд переходных форм от видов без боковых шипов (*N. acuminata*, *N. labis* и др.) к серии видов с длинными боковыми шипами панциря (*N. jasnitskii*, *N baicalensis* (Рис. 7, вклейка), *N. triarthroides* (Рис. 6, вклейка) и др.). Нахождение *N angulata* и *N. beta* в близких регионах подтверждает ранее высказанную точку зрения о центре видообразования в роде *Notholca* в Центральной Азии (Kutikova, 1978).

Голотип хранится в желатин-глицериновом препарате за № 54946.

Notholca orbiculata, sp. n. (рис. 9; 8, *вклейка*)

Панцирь крупный, округлый, очень плоский, прозрачный, гладкий. Передний спинной край с 6 парными шипами: срединные и боковые шипы почти одинаковой длины, удлиненно-треугольные, заостренные; промежуточные с широким основанием заметно короче. Передний брюшной край с более широкой срединной выемкой, чем спинной, и с 6 округлыми парными выступами. Продольные гребни, отходящие от вершин шипов, выражены не всегда. Задний край панциря с тупым прямоугольным шипом. Брюшная пластинка на заднем крае округлая, ее боковые складки в виде острых углов. Боковые щупальца слабо заметны, вероятно ближе к середине длины панциря.

Общая длина панциря 328—436, наибольшая ширина 208—328; длина передних спинных шипов: срединных 32—52, промежуточных 20—24, боковых 32—40; длина заднего шипа 18—60, ширина его 8—12, расстояние между концами складок брюшной пластинки 148 мкм.

Обнаружен в планктонных пробах под льдом в трех пунктах зал. Провал (разрез Сахалин — Оймур в 3 км от берега, Дулан — Сахалин в 6 км от берега и в северной стороне; глубина до 5 м, март 1971 г.) во фракциях 4—0 м. Исследовано 4 экз. В пробах также найдены: *Notholca triarthroides*, *N grandis*, *N olchonensis* (рис. 5, *вклейка*), *N. kozhovi* (рис. 10, 11, *вклейка*) *N jasnitskii*, *N lamellifera* (рис. 12, *вклейка*), *N. rectospina*, *N. squamula* (мелкие) *Synchaeta pachypoda*, *S. pachypoida*, *Polyarthra dolichoptera*, *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, *Bipalpus hudsoni*.

Сходен с сильно варьирующим в отдельных признаках (размеры, форм, длина передних шипов) *N. squamula*, отличаясь наличием заднего шипа и формой складок брюшной пластинки.

Голотип хранится в желатин-глицериновом препарате под № 54947

Notholca lamellifera jashnovi, subsp. n. (рис. 13; 14, *вклейка*).

Панцирь удлиненно-овальный, дорсовентрально сплющенный, гладкий, прозрачный. По переднему краю 6 шипов, иногда с короткими нежными продольными гребнями. Срединные шипы треугольные с широким основанием, несколько выпуклой контурной линией, острые на вершинах и разделенные широкой глубокой выемкой. Промежуточные шипы почти вдвое короче срединных, широкотреугольные или по продольному гребню сжатые с боков и удаленные от срединных шипов. Боковые шипы довольно тонкие, острые, прямые или очень слабо расходящиеся в стороны. Брюшной передний край панциря с широкой неглубокой выемкой, по краю утолщенной чуть заметной точечной скульптурой. Задний брюшной край с характерной овальной пластинкой и крыловидными боковыми складками. Задний шип панциря короткий широкий с перехватом и чуть выпуклым задним краем. Боковые щупальца почти на середине длины панциря. Размеры (по 4 измеренным экземплярам): общая длина панциря 408—460; ширина: у основания передних шипов 156—174, максимальная 188—200; длина передних шипов: срединных 32—40, промежуточных 10—16, боковых 44—60; длина заднего шипа 20—32, ширина у перехвата 32—44, на заднем крае 40—42; расстояние между концами складок брюшной пластинки 108—140 мкм.

Впервые описан В. А. Яшновым (1922) из Чивыркуйского залива как *N. striata* v. *labis* f. *frigida*, f. nov. Затем неоднократно отмечался многими исследователями озера (табл. 2) под тем же названием в заливах Малого моря, Посольского сора и на Селенгинском мелководье. Нами был отмечен в июне 1972—1973 гг в Посольском соре и в июле—августе 1973 г в различных прибрежных участках падей пос. Большие Коты в придонных слоях с песчаным грунтом на глубинах 5—7 м.

С типичной формой *N. lamellifera* сходен строением передних шипов (хотя боковые шипы у *N l. jashnovi* не столь расходящиеся в стороны), а также специфичным строением заднего края

брюшной пластинки в виде полукруглой ясно различимой лопасти. Между *N. lamellifera* typ. и *N. lamellifera jashnovi* найдены формы, у которых варьировали как длина, так и ширина шипов, в особенности заднего шипа (*N lamellifera determinata*, рис. 15, *вклейка*)

Голотип (№ 54948) и паратипы хранятся в желатин-глицериновом препарате.

Экологическая специфика оз. Байкал проявляется и на представителях других родов, обитающих в открытых водах. Исследуя байкальских коловраток, К. С. Гайгалас (1958) был прав, выделив крупные пелагические формы *K. quadrata* (рис. 16, *вклейка*) и *K. cochlearis* в *vv. baicalensis*, ранее отмеченные В. Н. Яснитским (1926) и названные И. К. Вилисовой *ff. gigas*. Также *ff. gigas* (Вилисова, 1954) были названы крупные формы открытых вод озера — *Kellicottia lognispina* и *Filinia terminalis* (не *F longiseta*). Последний вид отличается не только крупными размерами, но и значительно утолщенным у основания и терминально отходящим задним шипом, что дало повод ошибочно назвать его *F pejleri* (Васильева, 1975).

Основу фауны коловраток открытых вод озера составляют палеоарктические и голарктические виды, широко распространенные в холодных водоемах, преимущественно озер северных широт. В толще байкальских вод живет всего 22 коловратки, из них 10 основных видов принадлежат к типичному северному планктическому озерному комплексу, из которых 4 (*Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Filinia terminalis*, *Kellicottia longispina*) — круглогодичные, другие (*Synchaeta stylata*, *S. grandis*, *Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Collotheca mutabilis* — летне-осенние. Эти озерные виды составляют основную биомассу ротаторного зоопланктона, достигающего 5 млн. экз./м^2 в слое 0—50 м (Помазкова, 1971).

Эндемичные коловратки в байкальском планктоне представлены 7 видами и преобладают в ранее-весеннее время (*Notholca grandis*, *N. intermedia*, *N lamellifera*, *Synchaeta pachypoda*, *S. pachypoida*, *S. rufina*, *S. promula*), но их развитие не бывает столь многочисленно, как у предыдущей группы (максимум 300 тыс. экз./м^2 в слое 0—100 м). В ранне-весеннее время они иногда могут развиваться также в бухтах и заливах, пограничных с открытым Байкалом.

Коловратки литорали открытого Байкала изучались в основном в районе пос. Большие Коты, где найдено 68 прибрежных и псаммонных видов, относящихся в своем большинстве к родам *Cephalodella*, *Colurella*, *Dicranophorus*, *Encentrum*, *Euchlanis*, *Lecane*, *Notholca*, *Trichocerca* (рис. 7, *вклейка*). Наиболее распространенными видами на открытой литорали оказались *Colurella grandiuscula*, *Encentrum putorius*, *Euchlanis ligulata* (рис. 18, *вклейка*), *Lecane* (*M.*) *aspersa*, *Notholca kozhovi*, *N grandis*, *N intermedia* (рис. 19, *вклейка*), *N rectospina* (рис. 20, *вклейка*), т. е. обычные эндемичные коловратки.

Мелководные участки озера, заливы, соры и бухты, как правило, заселены фауной, сходной с таковой сибирских, точнее палеарктических водоемов. В зонах, попадающих под влияние речных стоков, развиваются совсем не характерные для оз. Байкал теплолюбивые виды из родов *Brachionus*, *Anuraeopsis*, *Polyarthra*.

Таким образом, и в фауне коловраток оз. Байкал можно различить 2 комплекса, отмеченных М. М. Кожовым (1973) для многих групп байкальских организмов: собственно-байкальский и сибирско-европейский. В экологическом отношении по сравнению с другими животными сибирско-европейский комплекс коловраток занимает заметно отличное положение (Kutikova, 1978).

Сибирско-европейский комплекс включает вышеназванные планктические северные озерные виды, составляющие обычно основу байкальской пелагиали; литоральные олиготрофные холодолюбивые (палеарктические и голарктические) формы, живущие в прибрежных придонных слоях открытого Байкала; прибрежно-соровые виды, которые населяют бухты, заливы, соры и другие прогреваемые части мелководий, куда впадают реки, обогащающие фауну видами, в том числе эвтрофных сибирских водоемов.

Большинство видов собственно байкальского комплекса коловраток развивается в литоральной зоне. Даже типично пелагические виды, например рода *Synchaeta*, в своем развитии тесно связаны с прибрежной зоной, где у них проходит половое размножение. Прибрежные районы открытого Байкала оказались для коловраток средой с такими ресурсами, которая дает жизнь и пелагиали и литорали озера. О начале формирования байкальской фауны с мелководных районов говорили многие байкаловеды (Кожов, 1936; 1962; Базикалова, 1945; Старобогатов, 1970 и др.).

Можно думать, что основная часть видов палеарктического комплекса принадлежит к палеолимническим вселенцам, по терминологии Мартинсона (1967), которые заселяли водоемы древней Ангариды и всей Голарктики. Как самые древние обитатели и вселенцы прибайкальских озер, они хорошо приспособлены к условиям Байкала, образуя иногда подвиды. Однако даже круглогодичные виды этого комплекса массового развития достигают, как правило, в летне-осеннее время, т. е. при относительно более прогретых водах, характерных для северных водоемов (при T°=10—12°). Если формирование байкальского комплекса шло параллельно с процессом смены восточно-азиатской фауны на палеарктическую (Старобогатов, 1970), то литоральная зона одновременно осваивалась генетически разными группами. Поскольку эндемики озера живут при сравнительно постоянной и низкой температуре (T=4—6°) и при высоком содержании кислорода, то наибольшего развития в специфических условиях Байкала они достигают в ранне-весеннее время. В это время, особенно в придонных слоях, если и встречаются круглогодичные виды, то единично. Таким образом, эти два основных комплекса байкальской фауны коловраток из-за экологической специфики, связанной, прежде всего, с температурными условиями, оказываются сезонно изолированными.

В итоге таксономического анализа фауны коловраток оз. Байкал можно заключить, что основу фауны байкальских коловраток составляют не эндемичные, а палеарктические виды как в пелагиали, так и в литорали озера; эндемичная и палеарктическая фауны, если и осваивали одновременно байкальские воды, то в силу различий

в экологических требованиях, всегда были сезонно изолированными; сибирско-европейский комплекс видов коловраток Байкала нельзя отождествлять с прибрежно-соровыми, поскольку в него входят как теплолюбивые мезотрофные виды, т. е. истинно прибрежно-соровые, так и холодолюбивые олиготрофные планктические и литоральные формы, составляющие основу байкальской ротаторной фауны.

ЛИТЕРАТУРА

Аров И. В. Псаммонные коловратки озера Байкал.— В кн.: Коловратки, Л. 1985, с. 189—198.

Афанасьева Э. Л. Состав, численность и продукция зоопланктона (1961—1974 гг.— В кн.: Биологическая продуктивность планктона Байкала и ее изменчивость. Тр. Лимнолог. инст., 1977, т. 19 (39), с. 39—61.

Афанасьева Э. Л. Зоопланктон. В кн.: Лимнология Северного Байкала. Новосибирск, 1983, с. 93—103.

Базикалова А. Я. Амфиподы озера Байкал.— Тр. Байкал. лимнолог. ст., 1936, т. 11, 440 с.

Васильева Г Л. Некоторые итоги изучения Иркутского водохранилища в 1957—1962 гг.— В кн.: Биология Иркутского водохранилища. Тр. Лимнолог. инст. М., 1964, т. 11 (31), с. 135 175.

Васильева Г Л. О продукции коловраток Байкала.— В кн.: Круговорот вещества в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 116—120.

Васильева Г Л., Кутикова Л. А. Придонные коловратки рода Notholca в Байкале.— Зоол. журн., 1969, т. 48, № 6, с. 791—801.

Васильева Г Л., Никулина В. Л. Продукция коловраток Байкала.— Зоол. журн. 1974, т. 53, в. 8, с. 1125—1132.

Васильева Г Л., Помазкова Г И. Продуктивность коловраток озера Байкал.— В кн.: Третий съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва, тез. докл., 1976, т. 3, Рига, с. 208—210.

Вилисова И. К. Сравнительный обзор зоопланктона Посольского сора и прибрежных районов открытого Байкала.— Тр. Байкал. лимнолог. ст. 1954, т. 14, с. 190—262.

Вилисова И. К. Зоопланктон Малого моря.— Тр. Байкал. лимнолог. ст., 1959, т. 17, с. 275—304.

Воронков Н. В. О географическом распространении коловраток.— Автореф. дис., М., 1917.

Гайгалас К. С. К познанию фауны коловраток озера Байкал.— Изв. Биол.-геогр. н.-и. ин-та при Иркурском ун-те, 1958, т. 17, в. 1—4, с. 103—143.

Зенкевич Л. А. Новая паразитическая коловратка Albertia woronkovi из озера Байкал.— Русск. гидробиол. журн., 1922, т. 1, № 4, с. 134—136.

Кожов М. М. Моллюски озера Байкал.— Тр. Байкал. лимнолог. ст. 1936, 8, 350 с.

Кожов М. М. Становление и пути эволюции фауны озера Байкал.— В кн. Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973, т. 3, с. 5—30.

Коноплёва Г Д., Помазкова Г И. Опыт применения индекса видового разнообразия для характеристики зоопланктона озера Байкал. В кн.: Новые материалы по фауне и флоре Байкала. Иркутск, 1976, с. 89—94.

Кутикова Л. А. О двух коловратках рода Notholca из озера Байкал и Иркутского водохранилища.— В кн.: Биология Иркутского водохранилища. Тр. Лимнолог. инст., 1964, т. 11 (31), с. 177—181.

Кутикова Л. А. (*Kutikova L. A.*) On the genesis of the rotatorian fauna of Baikal-Lake.— Verh. Internal. verein. Limnol., 1978, Bd. 20, p. 1108—1110.

Кутикова Л. А. (*Kutikova L. A.*) On the evolutionary pathways of speciation in the genus Notholca.— Hydrobiologia, 1980, vol. 73, p. 215—220.

Кутикова Л. А. Новые виды коловраток (Rotatoria) из прибрежного ме... дья озера Байкал.— В кн.: Коловратки. Л. 1985, с. 54—66.

Кутикова Л. А., Аров И. В. Новые виды коловраток (Rotatoria) в озере Байкал.— В кн.: Коловратки. Л., 1985, с. 50—54.

Кутикова Л. А., Васильева Г Л. Новые и эндемичные коловратки родов Notholca и Euchlanis в фауне Байкала.— В кн.: Новое о фауне Байкала. Новосибирск, 1982, с. 43—58.

Левковская Л. А. Зоопланктон заливов и озер прибрежной зоны.— В кн.. Лимнология прибрежно-соровой зоны Байкала. Новосибирск, 1977, с. 175—191.

Лукин Е. И. Значение периодического освобождения биологических ниш в формировании фауны Байкала. В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах, Тез. докл. Иркутск, 1981, вып. 1, с. 158—159.

Мазепова Г Ф. Зоопланктон. Глава I—III.— В кн.: Физико-химический режим и жизнь планктона Селенгинского района озера Байкал.— Тр. Лимнолог. ин-та, 1963, т. 7 (27), с. 226 -308.

Мазепова Г Ф. О современном состоянии изученности фауны озера Байкал.— В кн.: Новое о фауне Байкала. Новосибирск, 1982, ч. 1, с. 4—30.

Мартинсон Г Г Проблема происхождения фауны Байкала. - Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 10, с. 1597—1598.

Помазкова Г И. Зоопланктон озера Байкал. Автореф. канд. дис., Иркутск, 22 с.

Помазкова Г И. Сезонная и годовая динамика численности и биомассы коловраток в озере Байкал (район Больших Котов, 1956—1966).— В кн.: Исследования гидробиологических режимов водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1971, с. 17—26.

Помазкова Г И. Зоопланктон в районе сброса промстоков Байкальского целлюлозного завода и у Танхоя.— В кн.: Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974, с. 192—206.

Помазкова Г И. Сезонные и годовые изменения численности и биомассы зоопланктона в районе Больших Котов.— В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 120—124.

Помазкова Г И., Коноплева Г Д. Зоопланктон в прибрежной зоне Южного Байкала (Танхой-Утулик-Мурино).— В кн.: Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Иркутск, 1977, с. 48—62.

Скабичевский А. П. Наблюдения над планктоном Баргузинского залива озера Байкал в летний период 1932 и 1933 года.— Изв. Биолог.-геогр. н.-и. ин-та при Иркутском ун-те., 1935, т. 4, вып. 2—4, с. 182—223.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л., 1970, 372 с.

Тихомиров П. В. Два новых вида Rotatoria из озера Байкал.— Русск. гидробиол. журн., 1927, т. 6, № 6—7, с. 143—147

Тихомиров П. В. Новый вид Rotatoria из озера Байкал. Notholca jasnitskii sp. nov.— Русск. гидробиол. журн., 1929, т. 8, № 6—7, с. 171—174.

Шнягина Г И. Изменения зоопланктона Посольского сора и прилегающих мелководных участков Байкала в мае—августе 1960 и 1961 гг.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва., 1963, т. 13, с. 56 -62.

Яснитский В. Н. Материалы к познанию планктона озера Байкал.— Тр. Иркутского о-ва естествоиспыт., 1923, т. 1, вып. 1, с. 31- 74.

Яснитский В. Н. К вопросу об изменчивости у некоторых планктонных организмов озера Байкал.— Изв. Биолого-геогр. н.-и. ин-та при Иркутском ун-те, 1926, т. 3, вып. 1, с. 15—30.

Яснитский В. Н. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе Биологической станции за 1926—1928 гг Изв. Биолого-геогр. н. и. ин-та при Иркутском ун-те, 1930, т. 4, вып. 3 4, с. 191—234.

Яснитский В. Н. Планктон северной оконечности Байкала.— Изв. Биолого-геогр. н.-и. ин-та при Иркутском ун-те, т. 6, вып. 1, с. 85—101.

Яхонтов Г Сообщение об экскурсии на озеро Байкал.— Приложение к протоколу засед. Общ. естествоисп. при Казанском унив., 1903, № 212.

Яшнов В. А. Планктон озера Байкал по материалам Байкальской экспедиции Зоологического музея Московского университета 1917 г.— Русск. гидробиол. журн., 1922, т. 1, № 8, с. 1—17

Daday E. Edes vizi mikroskopi allatok Mongoliabol.— Math. term. tud. Ertesit, 1906, 24 köt., p. 34—77.

L. A. Kutikova

TAXONOMIC REVIEW OF THE ROTIFER FAUNA OF THE LAKE BAIKAL

The data on the rotifer fauna of lake Baikal are reviewed. The fauna consists of 153 species (179 taxa together with subspecies). The localities of species are listed. The new rotifers of the genus *Notholca* (*N. beta*, *N. orbiculata*, *N lamellifera jashnovi*) are described. The genesis of the rotifer fauna of Baikal is discussed.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

В. Р. Алексеев, Н. Я. Попов

О ВИДОВОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ DIACYCLOPS LIMNOBIUS KIEFER, 1978 — НОВОГО ЦИКЛОПА ДЛЯ ФАУНЫ СССР

Подавляющее число представителей рода *Diacyclops* являются мейобентическими формами и обитают в литорали озер, влажных мхах болот, интерстициальных и пещерных водах (Монченко, 1974). Очень немногие виды освоили пелагиаль — на американском континенте *Diacyclops bicuspidatus thomasi* (Forbes, 1882), на европейском — сравнительно недавно описанный *Diacyclops bicuspidatus limnobius* Kiefer, 1978.

Первоначально *D. b. limnobius* был указан для Боденского озера как пелагическая форма, отличающаяся небольшими размерами (длина половозрелой самки не превышала 0,7 мм) и укороченной фуркой (Kiefer, 1963). Позднее, когда в литературе появились сообщения о нахождении сходной формы в других водоемах Германии, Польши и Италии, Кифер счел необходимым выделить экологическую форму в подвид, строго говоря, в нарушение концепции подвида как географической категории, вероятно, предполагая возможность пространственной изоляции типичной (мейобентической) и пелагической форм (Kiefer, 1978).

Циклопы с признаками, близкими к указанным Кифером (1978), были встречены в 1978 г. В. Р. Алексеевым во временных водоемах дельты Волги, а в 1979—82 гг. обнаружены Н. Я. Поповым в озерах Тюменской области. В обоих случаях наряду с пелагическим был отмечен и мейобентический подвид. Сопоставление морфологических признаков циклопа из всех мест обитания, включая и Бодензее, позволило предположить, что *D. b. limnobius* представляет собой самостоятельный вид.

Для окончательного суждения об его истинном статусе считается необходимым проведение экспериментов по гибридизации с *D. bicuspidatus typ.* (Claus, 1857). В полойных водоемах дельты Волги оба рачка были встречены одновременно в примерно равных количествах, численность половозрелых особей достигала в этот период 40000 экз/м^3, изоляции за счет вертикального разобщения, вследствие незначительной глубины (0,3—0,5 м) водоема в начале сезона, быть не могло (Алексеев, 1981) Сложившиеся в полое условия развития популяций *D. b. limnobius* и *D. b. typicus* были настолько благоприятными для скрещивания, что их вполне можно сравнить с лабораторными экспериментами, тем не менее гибридных форм ни в

этом, ни в следующем годах не отмечалось. Следовательно, налицо репродуктивная изоляция — главный критерий самостоятельности видов.

Согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (1966) пелагическая форма, описанная Кифером (1978) как подвид и выделенная нами в самостоятельный вид, получает название *Diacyclops limnobius* Kiefer, 1978, stat. nov. Поскольку Кифер считал D. limnobius формой близкой и *D. bicuspidatus*, то подробного описания морфологии этой разновидности он не сделал, рисунки, приведенные им в определителе (Kiefer, 1978), относятся почти исключительно к самке и недостаточно отражают даже основные признаки. Изменение статуса *D. limnobius* требует более подробного описания морфологии этого вида. Не имея возможности обратиться к коллекции автора, мы решили дописать самку и вновь описать самца *D. limnobius*, использовав наиболее близких к описанию Кифера рачков из озер Тюменской области. Для сравнения приведены рисунки этого вида из полоев дельты Волги, поскольку рачки несколько отличались по размерам и некоторым деталям строения от циклопов из Боденского озера.

Diacyclops limnobius Kiefer, 1978, stat. nov. (рис. 1—5)

Материал 6 самок и 2 самца, отловленных в августе 1983 года в планктоне озера Дунькино (Арнизонский р-н Тюменской обл.) хранятся в коллекции В. Р. Алексеева. Препараты, с которых проводилось доописание самки (№ 54943) и первоописание самца (№ 54944), переданы на хранение в Зоологический институт АН СССР.

Самка Длина самки без фуркальных щетинок 700—858 мкм. Тело стройное, покровы бесцветные. Длина синцефалона несколько больше ширины, наибольшая ширина приходится на последнюю треть его длины. Торакальные сегменты без выраженных выростов, задние их углы не вытянуты в лопасти. Второй торакальный сегмент равен по ширине предыдущему. Пятый торакальный сегмент равен или лишь ненамного шире генитального. Отношение длины генитального сегмента к его ширине составляет от 1,2 до 1,3. У *D. bicuspidatus* длина и ширина этого сегмента практически равны (рис. 1, 6).

Семяприемник в виде объемистого мешка, занимающего до 40% наружной поверхности сегмента, боковые придатки хорошо выражены. Верхние углы генитального сегмента закруглены.

Фуркальные ветви довольно короткие и толстые, отношение их длины к ширине составляет от 4 до 5 раз — важный систематический признак этого вида. Латеральная щетинка расположена почти на середине наружного края, в верхней трети его имеется небольшой выступ и, в некоторых случаях, крошечный зубчик. Дорзальная щетинка довольно длинная, почти достигающая конца внутренней крайней щетинки и располагается на середине расстояния от основания внутренней крайней до места прикрепления ла-

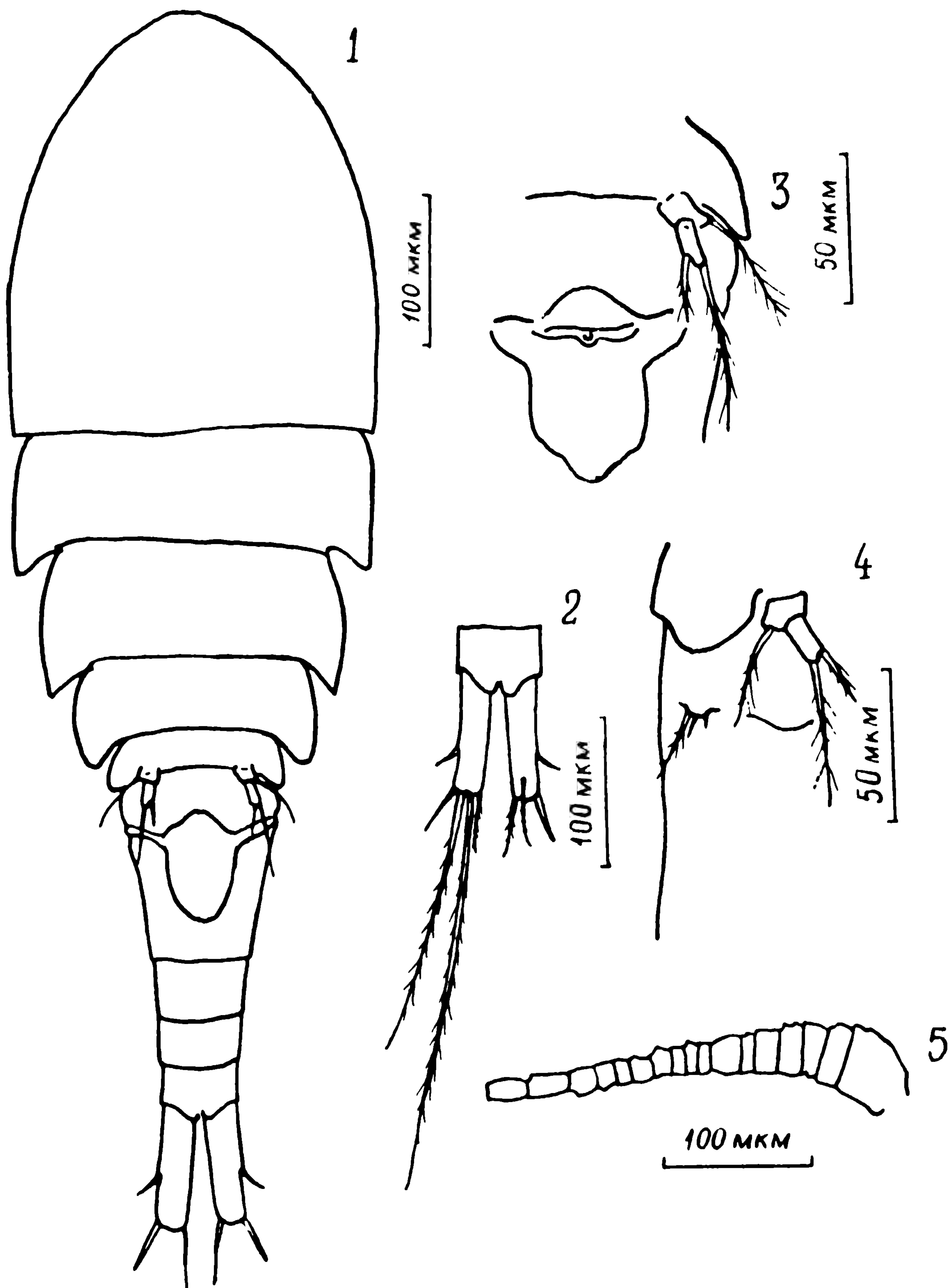


Рис. 1. Самка *Diacyclops limnobius* stat. nov.

1 общий вид; *2* фурка, *3* нога V пары; *4* ноги V VI пар, сбоку (Тюменская обл оригинал)

теральной щетинок. Наружная шипообразная щетинка заметно (на 20—30%) короче внутренней. Из средних щетинок фурки внутренняя почти на треть длиннее наружной.

Антенны I 17-членистые, почти достигают заднего края синцефалена. Антенны II 4-членистые, вооружение типично для этого рода. Фо́рма и вооружение максил и максилярных ножек сходно с таковыми у *D. bicuspidatus* (рис. 1, 5, 7)

Плавательные конечности трехчленистые, дистальные членики экзоподитов вооружены по типу Bini. Второй членик экзоподита 1 пары у некоторых экземпляров несет увеличенные шипы и у всех рачков снабжен наиболее длинной для всей этой конечности щетин-

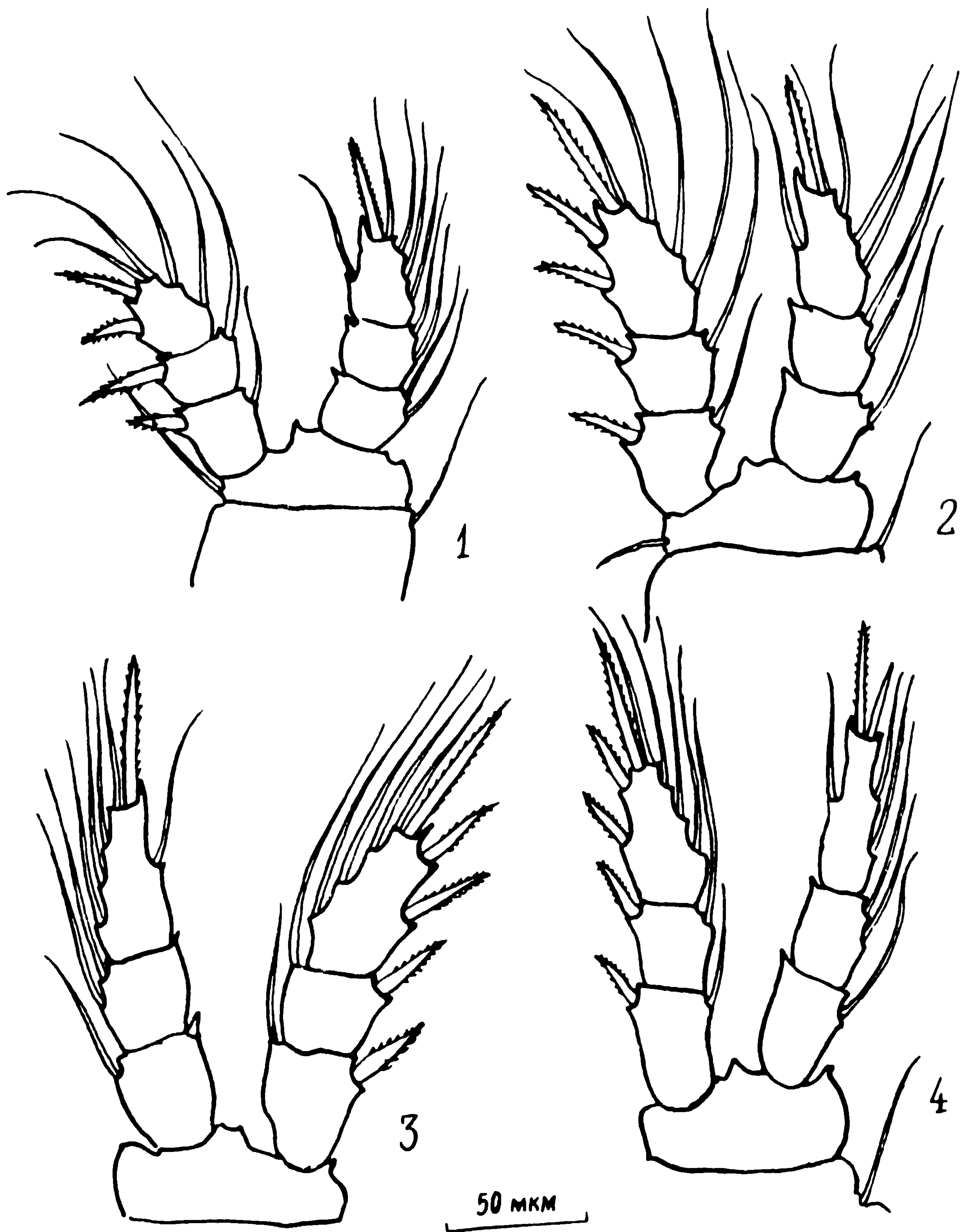


Рис. 2. Плавательные ноги самки *Diacyclops limnobius*, stat. nov.
1 I пары, *2* II пары, *3* нога III пары, *4* IV пары (Тюменская обл оригинал)

кой. Дистальный членик эндоподита этой пары вооружен довольно длинным и прямым шипом. У *D. bicuspidatus* этот щип заметно изогнут (рис. 2, 7) Экзоподит второй пары вооружен мощными шипами. Наиболее длинная щетинка также относится ко 2 членику этой конечности. Вооружение дистального членика эндоподита состоит из 5 довольно коротких щетинок и мощного прямого шипа на конце, равного по длине самому членику. Конструкция и вооружение 3 пары повторяют таковые предыдущей. Дистальный членик эндоподита 4 пары на конце несет два тонких шипа, из которых нуружный не более чем на треть длиннее внутреннего. Ни одна из

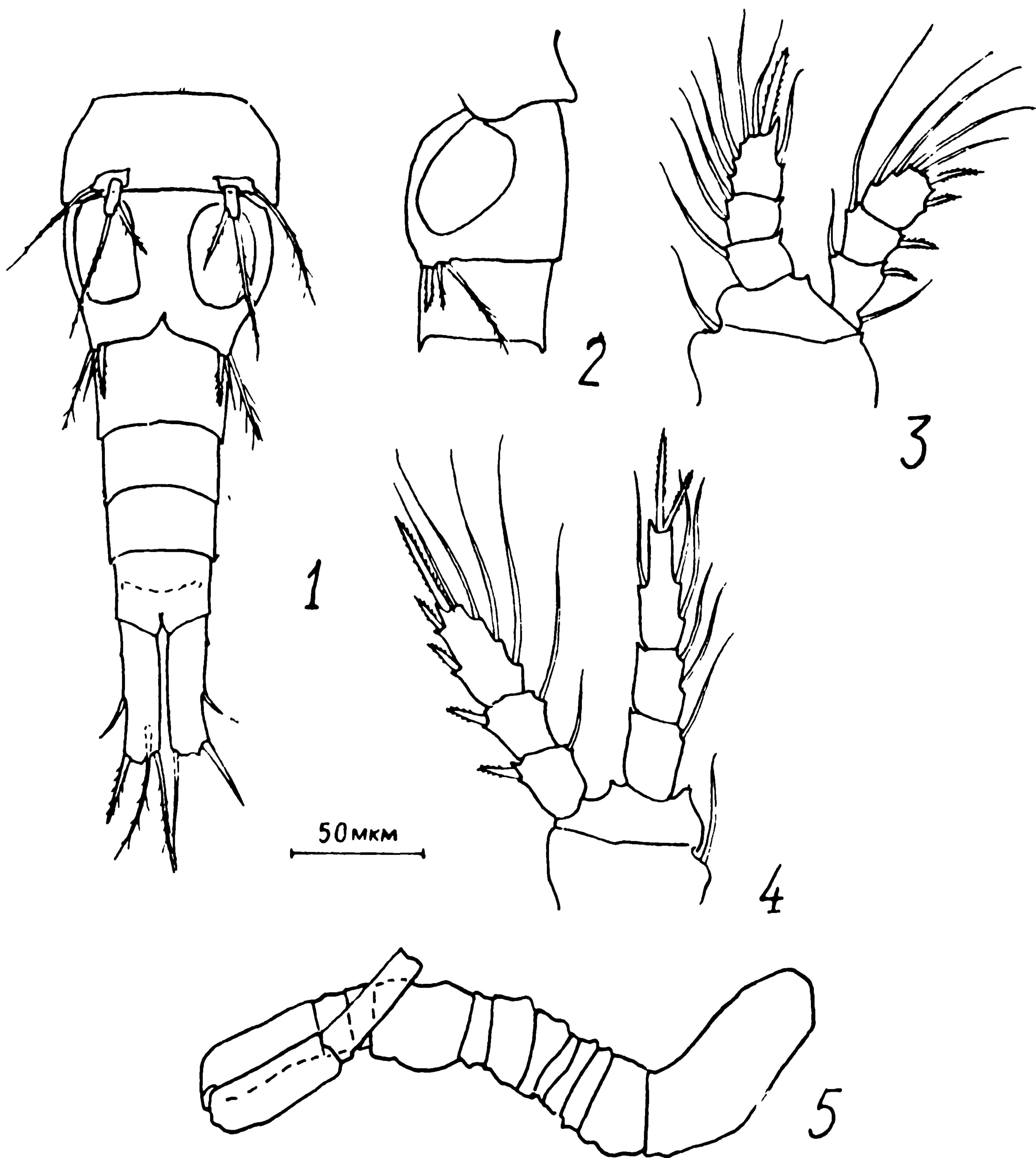


Рис. 3. Самец *Diacyclops limnobius* stat. nov.
1 — абдомен, *2* — нога IV пары, вид сбоку, *3* — нога I пары, *4* — нога IV пары; *5* — геникулирующая антенна (Тюменская обл., оригинал)

щетинок этого членика не достигает конца внутреннего шипа. У *D. bicuspidatus* наружный шип заметно крепче и длиннее, вся эта конечность, в особенности проксимальные членики этих ветвей, явственно шире, чем у *D. limnobius* (рис. 2, 7).

Пятая пара ног двучленистая, щетинка базального членика короче наибольшей щетинки дистального. Внутренний шип конечного членика этой пары в 2,5—3 раза короче апикальной щетинки. Напротив, у *D. bicuspidatus* щетинка базального членика равна укороченной дистальной, внутренний шип составляет свыше 50% от длины последней (рис. 1, 6). Хорошо заметно и различие в месте

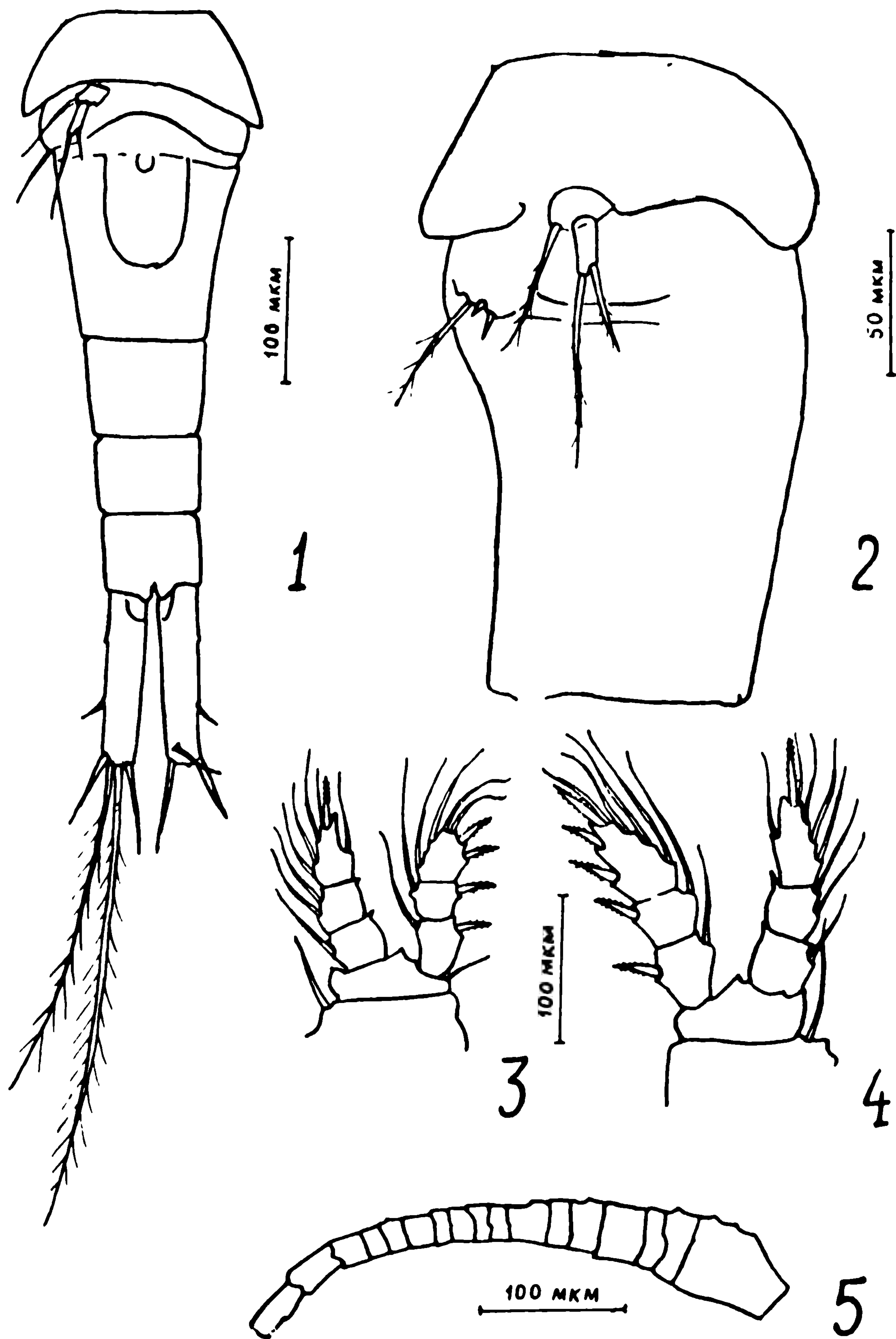


Рис. 4. Самка *Diacyclops limnobius* stat. nov.

1 — абдомен, *2* — генитальный сегмент, вид сбоку, *3* — нога I пары; *4* — II пары, *5* — антенна I (Астраханская обл. оригинал)

прикрепления внутреннего шипа — у *D. bicuspidatus* он расположен почти апикально, у *D. limnobius* явственно смещен на внутреннюю сторону членика (рис. 1, 6)

Рудиментная шестая пара представлена в виде неотчлененной узкой лопасти на латеральной стороне генитального сегмента. Ее вооружение состоит из 2 коротких шипиков и довольно длинной щетинки. Соотношение длин этих придатков, начиная с внутреннего, равно 1:2:6.

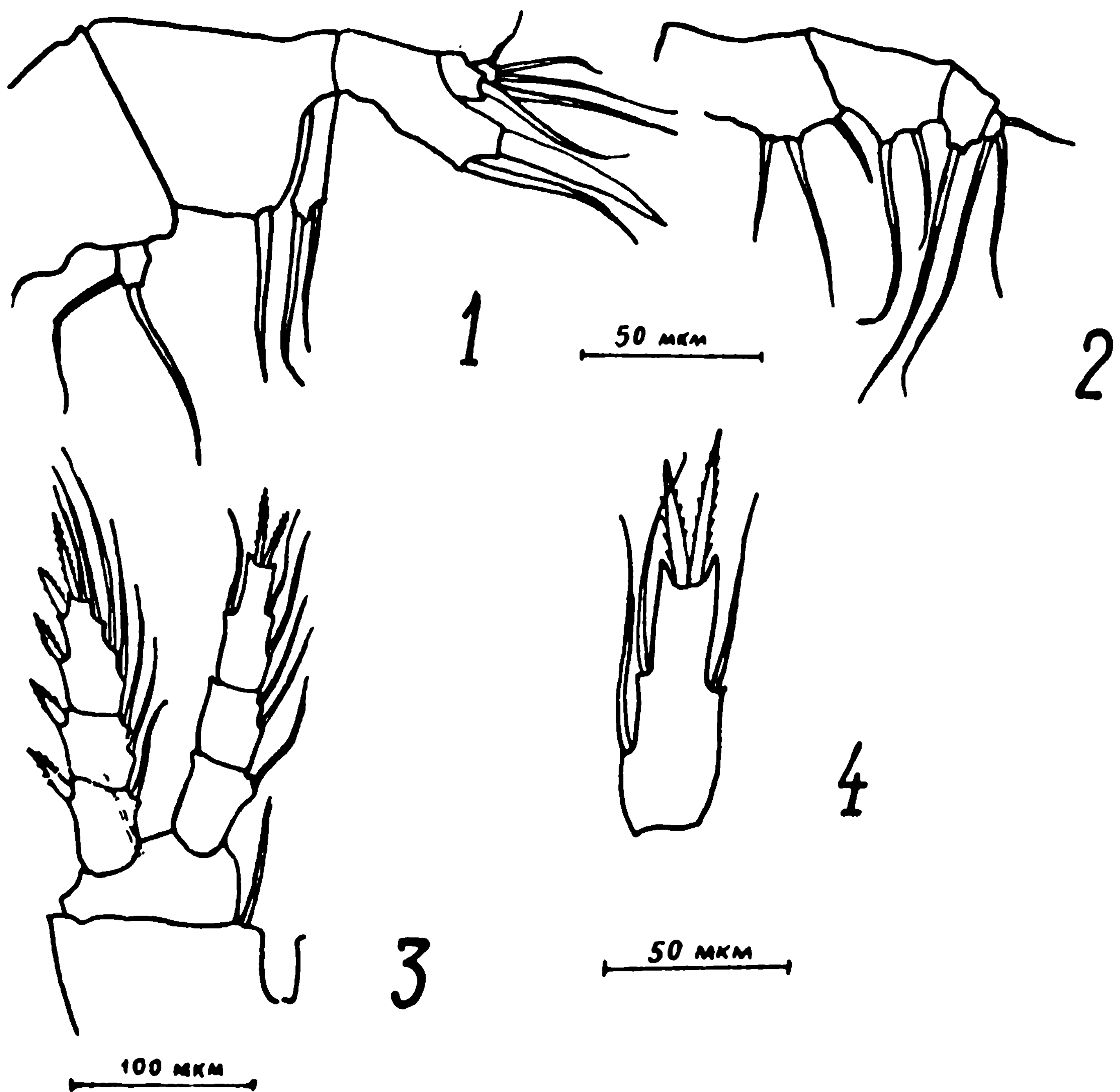


Рис. 5. Торак[illegible] конечности самки *Diacyclops limnobius* stat. nov.

1 [illegible] лла; *2* максиллипеда; *3* нога IV пары; *4* — дистальный членик эндоподита IV пары (Астраханская обл., оригинал).

D. limnobius из водоемов дельты Волги несколько отличаются от вышеописанного большей длиной тела (858—950 мкм), соотношением длины и ширины фуркальных ветвей, несколько более длинным внутренним шипом дистального членика эндоподита 4 пары торакальных ног, относительно короткой дорзальной щетинкой фуркальных ветвей (рис. 4, 5). Однако отличия эти невелики и, на наш взгляд, недостаточны для выделения нового подвида.

Самец. Длина без фуркальных щетинок около 600 мкм. Тело стройное, синцефален удлиненный. Первые антенны 14-членистые, вторые 4-членистые. Строение и вооружение ротовых конечностей близко к таковым самки.

Плавательные ноги 3-членистые, экзоподиты вооружены по типу Bini. Конструкция и вооружение 1—3 пар плавательных ног сходны с таковыми самок. Внутренний шип дистального членика эндоподита 4 пары почти вдвое короче наружного. Щетинка базального членика пятой пары ног очень длинная и почти равна апикальной. Шестая пара представлена слебоотчлененной лопастью, снабженной шипом и двумя щетинками разной длины. Соотношение длин этих придатков, начиная от внутреннего, 1:1,2:2,5. Фуркальные ветви короткие и толстые, отношение длины к ширине не превышает 3,5. Боковая

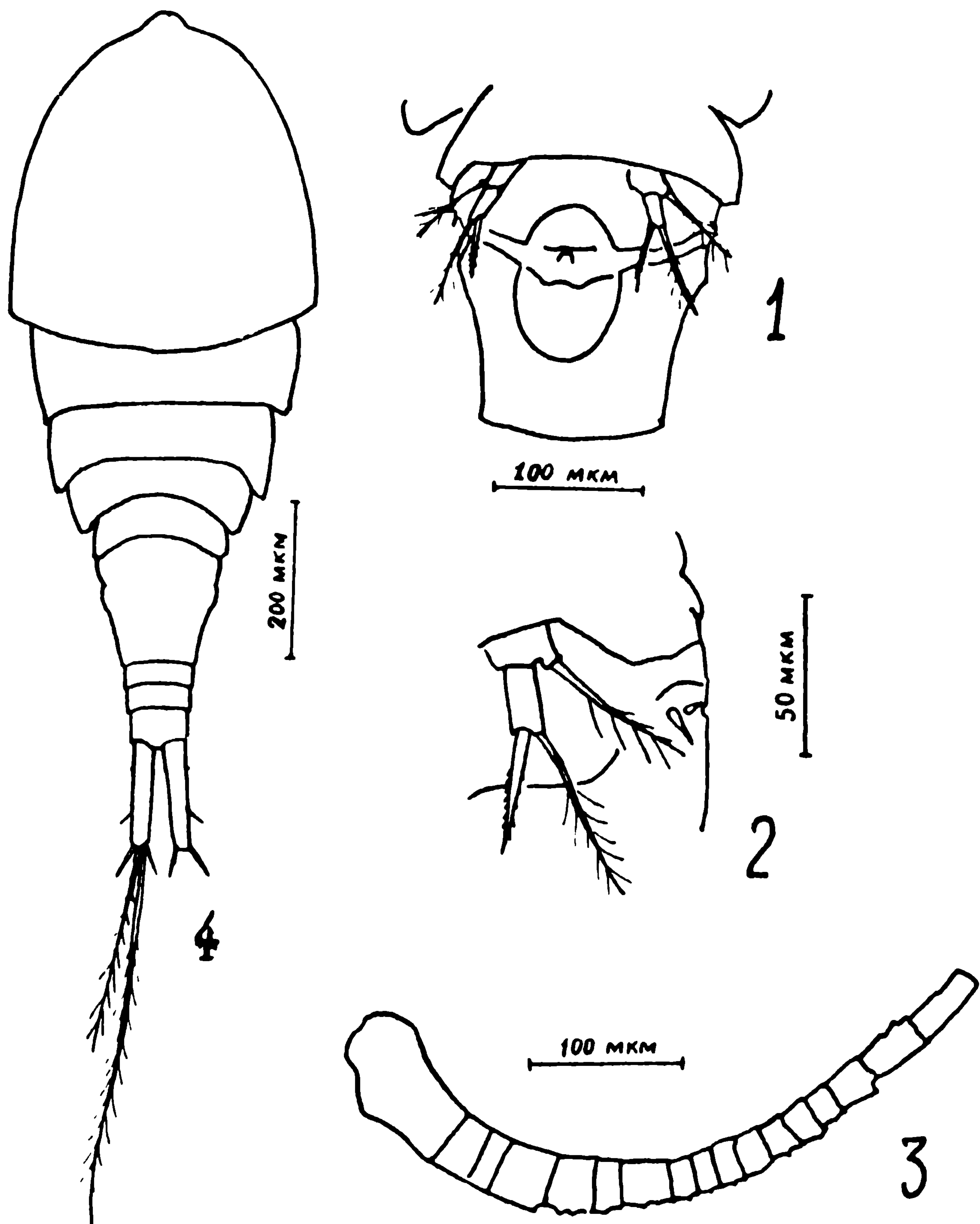


Рис. 6. Самка *Diacyclops bicuspidatus*

1   *2* нога V пары; *3* антенна I; *4* общий вид (Астраханская обл., оригинал)

щетинка расположена почти на середине наружного края ветвей. В верхней четверти его длины имеется явственная зарубинка. Соотношение длин наружной и внутренней щетинок близко 1:2. Дорзальная щетинка расположена на середине расстояния между боковой и внутренней щетинками и равна длине самих фуркальных ветвей. Последний признак наиболее удобный для различения самцов этого вида и *D. bicuspidatus*. Внутренняя средняя щетинка фуркальных ветвей более чем на треть превышает наружную среднюю. Анальная пластинка широкая, слабовыпуклая (рис. 3).

Экология *D. limnobius* был встречен в 1979—1983 гг. в трех мелководных (глубина до 2 м, площадь от 60 до 250 га) озерах Тюменской области, расположенных на границе с Казахстаном. В разные годы минерализация воды в озерах колебалась от 0,5 до 1,0 г/л летом и от 0,7 до 1,2 г/л зимой. Озера бессточные, летом

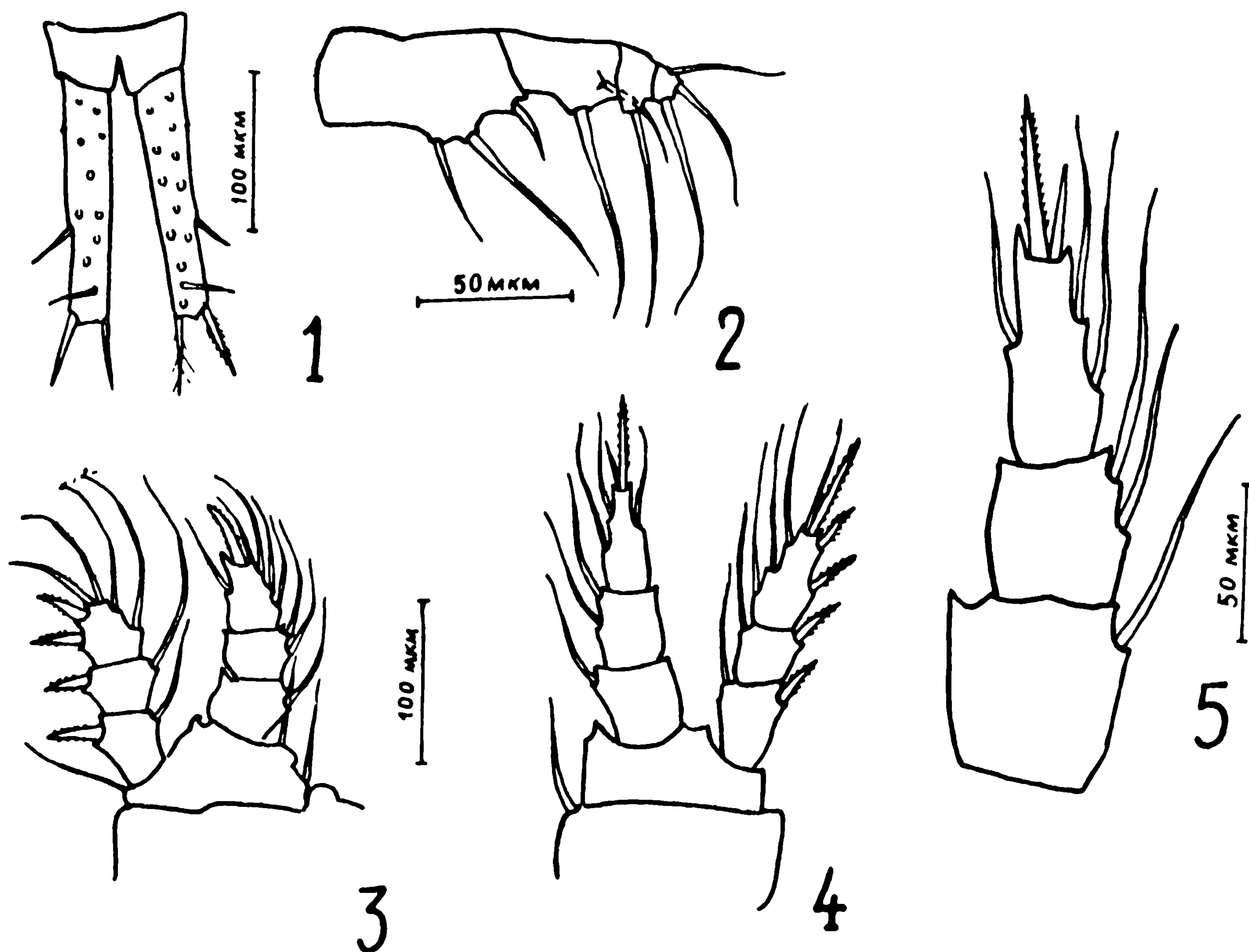


Рис. 7. Самка *Diacyclops bicuspidatus*.

1 фуркальные *2* максиллипеда; *3* нога I пары; *4* – нога IV пары; *5* ноги IV пары (Астраханская обл., оригинал)

прогреваются до 24—26°, зимой температура воды понижается до —1,5° Копеподиты 3 и 4 стадий появляются в планктоне в конце мая при прогревании воды до 12—14°, самки начинают встречаться в планктоне в середине июня. Средняя плодовитость довольно высока, в июне она составляет 34—38, в июле — 20—25, в августе — 28 яиц/самку. Средняя численность популяции в июне-июле составляла 10—25 тыс. экз./м^3, в отдельных случаях численность копеподитов и взрослых особей достигала 41 тыс. экз./м^3 Наибольшее развитие *D. limnobius* получил в период снижения численности в планктоне *Mesocyclops leuckarti* (Claus). Несмотря на мелкие размеры *D. limnobius*, несомненно, хищник; в пробах отмечены половозрелые особи с захваченными жертвами, главным образом, науплиусами. Начиная с сентября, рачок выпадет из планктона. Согласно Киферу (1978) в Бодензее *D. limnobius* зимует на грунте, впадая при дефиците кислорода в анабиотическую диапаузу.

Во временных водоемах дельты Волги *D. limnobius* в годы с нормальными сроками половодья появляется через неделю после залития полоев на стадии четвертого копеподита. Спустя несколько дней при температуре воды 18—22° в планктоне уже встречаются половозрелые самки, дающие начало единственному циклу развития, который рачки завершают по достижении четвертой копеподитной

стадии, приспособленной к перенесению неблагоприятных условий в состоянии диапаузы. В годы с июньским половодьем, т. е. запаздывающим на месяц, *D. limnobius* во временных водоемах не встречался.

Распространение В Европе отмечен в озерах ФРГ, Польши, Италии (Kiefer, 1978). Находка *D. limnobius* в СССР расширила представления об ареале распространения этого вида до Прикаспийской низменности и юга Западной Сибири. По-видимому, этот теплолюбивый циклоп достаточно широко распространен в Евразии. Для установления истинных границ его ареала необходимо проверить прежние указания на нахождение *D. bicuspidatus*, с которым *D. limnobius* до сих пор смешивался. Для облегчения этой задачи предлагается определительная таблица самок рода *Diacyclops*, имеющих 17-членистые антеннулы.

Определительная таблица самок рода Diacyclops, имеющих 17-членистые антеннулы (СССР)

1 (2) Латеральная щетинка фурки расположена в передней четверти наружного края фуркальных ветвей; внутренняя щетинка фурки короче наружной
Diacyclops bisetosus (Rehrberg, 1880)

2 (1) Латеральная щетинка располагается в передней трети или еще ближе к середине наружного края фуркальных ветвей; внутренняя щетинка фурки равна или длиннее наружной 3

3 (4) Внутренняя щетинка фурки практически равна наружной; внутренний шип пятой пары составляет около половины длины апикальной щетинки . . .
Diacyclops bicuspidatus (Claus, 1857)

4 (3) Внутренняя щетинка фурки в 1,2—1,3 раза длиннее наружной; шип пятой пары в 2,5—3,0 раза короче апикальной щетинки
Diacyclops limnobius Kiefer, 1978

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. Р. Рост, развитие и продукция массовых видов циклопов полойной системы дельты Волги.— Автореф. канд. дис. Л., 1981, 23 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры.— М.— Л., 1966, 100 с.

Монченко В. И. Фауна Украiни. — Определители фауны Украины, 1974, т. 27, в. 3, К., 452 с.

Kiefer F. Bemerkenswerte Copepodenfunde im Pelagial des Bodensee.— Schweiz. Z. Hydrol., 1963, Bd 25 (1), S. 29—39.

Kiefer F Freilebende Copepoda.— Binnengewässer, 1978, Bd 26, T. 2. 343 S.

V. R. Alexeev, N. Ya. Popov

ON THE SPECIFIC STATUS OF DIACYCLOPS LIMNOBIUS KIEFER — NEW TO FAUNA OF THE USSR

The status of *D. bicuspidatus limnobius* Kiefer as a separate species is proved. The additions to the description of female and new description of male from Tjumen region and Volga-delta and data on the ecology of this species are presented.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

И. Г. Моисеева, В. Р. Алексеев

ФАУНА ВЕТВИСТОУСЫХ И ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ МАЛЫХ ОЗЕР СЕВЕРО-ЗАПАДА СССР

Рациональное использование рыбных ресурсов озер предусматривает развитие двух основных направлений — эксплуатацию самовоспроизводящихся популяций рыб по научно обоснованному режиму рыболовства (большие озера) и расширенное воспроизводство рыбных запасов, т. е. рыбоводство (малые озера). В Северо-Западном озерном регионе главные надежды по рыбоводству в интенсивно эксплуатируемых водоемах связываются с искусственным разведением сиговых рыб, отличающихся высоким темпом роста в условиях низких температур. Вполне определенные требования, которые предъявляют эти рыбы к кормовой базе озер, обусловили проведение большого числа исследований планктона и бентоса, а также влияния интенсификационных мероприятий на сообщества организмов пелагиали и бентали (Владимирова, 1968; Петров, 1972; Баранов, Салазкин, 1969; Лаврентьева, 1984; Алексеев, 1984 и др.).

Гораздо меньше работ посвящено изучению сообществ литоральной зоны озер, что объяснялось, с одной стороны, убеждением о незначительной роли этого биотопа в продуцировании органики в озерах и, с другой,— методическими трудностями учета прибрежной фауны. Положение о малом вкладе организмов литорали в общий баланс органического вещества в водоеме правильным, на наш взгляд, можно считать лишь для крупных и достаточно глубоководных озер. В малых (площадью до 300 га) и мелких озерах — а именно на них в настоящее время целесообразно ведение интенсивного рыбоводства (Руденко, 1982) — роль прибрежной зоны в производстве органики существенно возрастает (Заходнова, 1984). Это подтверждается также и значительным удельным весом литоральных организмов в питании рыб-планктофагов в период их максимального нагула (Сидоров, 1976; Тихомирова, 1975).

Несовершенство методов сбора материалов явилось серьезной причиной, задержавшей изучение количественного развития зоопланктона литорали, его участия в продуктивности водоемов (Саватеева, 1967; Зимбалевская, 1972), что и обусловило почти исключительно фаунистический подход при исследовании этого биотопа (Филимонова, 1965). Как следствие, литоральная зона малых озер Северо-Запада СССР — основного полигона озерного рыбоводства — изучена слабо, количественное развитие слагающих ее фауну

организмов, их биопродукционные возможности и даже условия, в которых обитают гидробионты на мелководье, мало известны.

Настоящая работа выполнена с целью выделения наиболее важных в продукционном отношении видов ракообразных — обитателей прибрежья и количественного сопоставления зоопланктона пелагиали и литорали; к последнему причислены и фитофильные формы, доступные для учета теми же орудиями лова, что и зоопланктон.

Материал и методика

Сбор проб проводился в 1981—1985 гг на малых озерах Карельского перешейка, Лужского района Ленинградской области и Пустошинского района Псковской области, т. е. именно в той части Северо-Западного региона Европейской части СССР, где ведутся работы по интенсивному озерному рыбоводству. Среди исследованных водоемов были как мелиорированные для рыбохозяйственных целей озера, так и сравнительно мало измененные, испытывающие общую для региона антропическую нагрузку — любительский лов рыбы, умеренный сток биогенов с полей, небольшое загрязнение бытовыми стоками. Краткая характеристика озер приведена в табл. 1, более подробные сведения содержатся в сборниках трудов ГосНИОРХ, посвященных кадастровым исследованиям озер, под редакцией Покровского В. В. (1977, 1978).

Пробы собирались в период наибольшего развития макрофитов (июле—августе) единовременно в пелагической и литоральной частях озер. В мелководных участках озер и местах, сильно заросших кувшинкой или кубышкой, с помощью ведра процеживалось 50 л воды через сеть Апштейна, на глубинах свыше 1 м от дна до поверхности протягивалась сеть Джеди с диаметром входного отверстия 18 см. В последнем случае для получения более репрезентативных данных в одну пробу сливалось по 10 ловов, произведенных среди макрофитов на разной глубине. Пробы пелагического планктона собирались либо по общепринятой методике (Методическое руководство, изд. ЗИН—ГосНИОРХ, 1982) либо, при одно-двукратном посещении водоема, также путем сливания в 1 пробу 10—15 ловов, произведенных по транссекте через равные расстояния в наиболее широкой части водоема. Во всех случаях для сетей использовалось мельничное капроновое сито № 72. Пробы фиксировались 2% формалином и просчитывались с применением штемпель-пипетки и обязательным просмотром всего остатка. Биомасса зоопланктона рассчитана по уравнениям Е. В. Балушкиной, Г Г Винберга (1979) и Рутнер-Колиско (Ruttner-Kolisko, 1977). Определение видового состава проводилось по сводкам В. М. Рылова (1930, 1948), Е. В. Боруцкого (1952, 1961), А. Л. Бенинга (1941), Л. А. Кутиковой (1970), Н. Н. Смирнова (1971, 1976).

Видовой состав литорального и пелагического зоопланктона

При изучении литорального зоопланктона основное внимание было обращено на ракообразных — важного компонента в питании

Таблица 1

Краткая характеристика исследованных озер

№№	Нан	Площадь, га	Глубина, м		Зарастание макрофитами, %	Доминирующие растительные ассоциации	Интенсификационные мероприятия
			средн.	максим.			
1	Белое	2,0	10,0	16,0	6	Осока, тростник	—
2	Глухое	3,5	6,5	12,0	10	Тростник	—
3	Гусиное	606,0	4,6	12,0	?	Кубышка	Удобрялось до 1973 г.
4	Затуленское	12,5	4,3	8,0	15	Осока, кувшинка, хвощ	
5	Калищевское	33,0	6,0	12,0	10*	Тростник, полушник, хвощ	—
6	Б. Клабутитское	20,0	4,5	6,0	15	Хвощ, кубышка	
7	М. Клабутитское	10,0	1,9	3,0	25	Кубышка, рдест	—
8	Красненькое	1,1	3,8	7,8	15*	Кубышка	Удобряемое
9	Лукома	39,0	3,0	4,5	6	Тростник	—
10	Мостище	12,3	3,4	7,2	7*	Кубышка, осока	Удобряемое
11	Меревское	235,0	2,0	3,5	10	Кувшинка, тростник	
12	Поддубское	126,9	4,0	8,6	15—20	Осока, хвощ, рдест	—
13	Сосьво	10,0	4,2	7,3	10	Тростник	—
14	Хвощное	20,0	1,7	3,1	30	Осока, тростник, кувшинка	—
15	Ямное	19,7	3,9	18,0		Тростник, кубышка	Удобряемое

Примечание 1, 2, 4, 5, 6, 7, 9, 11, 12, 13, 14 зера Лужского р-на Ленинградской области; 3 — озера Карельского перешейка; 8, 10, 15 — озера Пустошинского р-на Псковской области.

рыб-планктофагов. Изучение фауны беспанцирных коловраток и простейших, обычных в прибрежье, требует специальной фиксации или просмотра живых проб, поэтому список встреченных видов коловраток включает лишь тривиальные формы, определение которых возможно проводить в фиксированных формалином препаратах. Использованные методики сбора материала не позволили также достаточно хорошо учесть фауну Harpacticoida и некоторых донных циклопов. Видовой состав этих ракообразных в озерах Северо-Запада будет рассмотрен в дальнейшем в отдельной статье.

Общее число зарегистрированных таксонов в изученных озерах — 124. Значительная часть видов приходится на долю коловраток. В литорали число их (46) оказалось существенно выше, чем в пелагиали (37), что, несмотря на заведомый недоучет беспанцирных коловраток, правильно отражает соотношение видов в этих биотопах. Наиболее встречаемые виды в обоих сообществах были сходными: *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Trichocerca cylindrica*, *T capucina*, р. *Polyarthra* (табл. 2).

Все зарегистрированные виды оказались либо типично летними, либо эвритермными. Определенный интерес представляет *Trichocerca multicrinis* из оз. Глухое. В СССР *T multicrinis* была встречена лишь в небольшом озере в Якутии (Кутикова, 1970) и, насколько нам известно, в других водоемах, кроме сибирских, не отмечалась. Более известна эта коловратка как представитель лимнофауны Великих озер в США.

Ветвистоусые раки

Своеобразие фауне литорали в значительной степени придают специальные зарослевые формы из сем. Chydoridae и Macrothricidae. Общее число таксонов Cladocera в литорали исследованных озер (44) оказалось вдвое больше такового в открытой части озер (21). По числу таксонов, представленных в литорали малых озер, наиболее богатыми оказались роды *Bosmina* (8), *Ceriodaphnia* (5), *Daphnia* (4) (табл. 3)

Из отдельных видов наибольшее распространение в прибрежье получили *Acroperus harpae* (встречен в 73% водоемов), *Bosmina longirostris* (87), *Ceriodaphnia quadrangula* (87), *Daphnia cucullata* (73), *Diaphanosoma brachiurum* (93), *Graptoleberis testudinaria* (73), *Polyphemus pediculus* (73), *Scapholeberis mucronata* (80). Из них лишь *Bosmina longirostris* (67), *Diaphanosoma brachiurum* (67), *Daphnia cucullata* (53), достаточно часто были встречены в пелагиали. Однако именно эти три вида достигали наибольшего количественного развития в литорали и пелагиали удобряемых озер, составляя в отдельных случаях от 16 (*Daphnia cucullata*) до 84% (Bosmina longirostris) биомассы Cladocera. Лишь в литорали оз. Поддубское и Хвощинское по биомассе доминировали зарослевые формы *Pleuroxus truncata*, *Euricercus lamellatus*, а в оз. Гусиное около 50% биомассы ветвистоусых приходилось на популяцию *Sida crystallina*. Все найденные виды ветвистоусых ракообразных относятся к

Таблица 2

Видовой состав летнего пелагического и литорального зоопланктона озер

I. Коловратки

№/№	Таксоны	Литораль	Пелагиаль
1.	*Asplanchna girodi* (Guerne)		5
2.	*A. henrietta* Langhans	5	
3.	A. priodonta Gosse	1, 14	1, 2, 4, 10, 14
4.	*A. p. helvetica* Imhof	5, 6, 12	5, 6, 12
5.	*A. sp.*	1, 4, 7, 9, 13, 15	1, 13, 15
6.	*Bipalpus hudsoni* (Imhof)		10, 15
7.	*Brachionus angularis* Gosse	7, 12	6, 11, 12
8.	*B. a. bidens* Plate	7	10
9.	*B. a. aestivus* Skorikov		7
10.	*B. calyciflorus* Pallas	12, 13	6, 11, 12
11.	*B. quadridentatus* Hermann	7, 12	
12.	*Conochilus hippocrepis* (Schrank)		10
13.	*C. unicornis* Rousselet		5, 10, 15
14.	*C. sp.*	12, 13	
15.	*Trichocerca* (*D.*) sp.		11, 15
16.	*Euchlanis lucksiana* Hauer	6, 14	
17.	*E. d. unisetata* Leydig	2	
18.	*E. sp.*	2, 11, 12	11
19.	*Filinia longiseta* (Ehrenberg)	2, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 13	1, 2, 5, 6, 9, 10, 12, 13, 14, 15
20.	*F. l. limnetica* (Zacharias)	2	2, 7
21.	*Hexarthra mira* (Hudson)		15
22.	*Keratella cochlearis* (Gosse)	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 13, 14, 15	1, 2, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15
23.	*K. c. tecta* (Gosse)	12	12
24.	*K. c. macracantha* (Lauterborn)	5	
25.	*K. quadrata* (Müller)	2, 3, 5, 7, 10, 13, 15	1, 2, 5, 6, 7, 10, 12, 14, 15
26.	K. q. frenzeli (Eckstein)	1	4, 5, 10, 15
27.	K. irregularis (Lauterborn)	1	
28.	*Kellicottia longispina* (Kellicott)	1, 3, 5, 9, 10, 12, 15	1, 2, 4, 5, 6, 9, 10, 12, 15
29.	*Lepadella rhomboides haueri* Bartos	2	
30.	*Lepadella sp.*	1, 13	
31.	*Lecane mira* (Murray)	14	
32.	*L. luna balatonica* Varga	1	
33.	*Lecane sp.*	1	5
34.	*Mytilina sp.*	2, 3, 13	5, 10
35.	*Monostyla ovalis* (Murray)	14	
36.	*Polyarthra dissimulans* Nipkow	6	7, 12
37.	*P. longiremis* Carlin	7	5
38.	*P. luminosa* Kutikova	12, 14	14

№/№	Таксоны	Литораль	Пелагиаль
39.	*P. major* Burckhardt	6, 7, 10, 12	1, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14
40.	*P minor* Voigt	10	5, 10
42.	*P. dolichoptera* Idelson		5, 10
43.	P. remata Skorikov	1	2, 5, 9, 15
44.	*P. vulgaris* Carlin	2	
45.	*P. sp.*	2, 3, 4, 5, 9, 10, 11, 13, 15	11
46.	*Synchaeta pectinata* Ehrenberg		5
47.	*S. sp.*	6	6, 14
48.	*Squatinella sp.*	2	
49.	*Testudinella patina intermedia* (Anderson)	2	
50.	*T mucronata* (Gosse)	6	
51.	*Trichocerca cylindrica* (Imhof)	4, 5, 11, 13, 15	6, 7, 9, 10, 12
52.	*T capucina* (Wierzejski et Zacharias)	1, 2, 4, 5, 6, 10, 11, 13	6, 7, 9, 10, 11, 12
53.	*T multicrinis* (Kellicott)	2	
54.	*T rattus* (Müller)	5	
55.	*T. (D.) similis* (Wierzejski)	1	
56.	*T sp.*	5	1, 5

* Порядковые номера озер см. в табл. 1

широко распространенным в Европейской части СССР формам (Мануйлова, 1964).

Веслоногие раки

Видовой состав веслоногих раков литорали малых озер на 70% представлен циклопами, из которых к пелагическим могут быть отнесены 5 видов рода *Cyclops*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* (табл. 4), *Cyclops insignis*, *C. abyssorum*, *C. scutifer* встречены в июле—августе в прибрежье на 4—5 копеподитных стадиях. В летнее время эти виды находятся в состоянии диапаузы у дна, обычно в котловинной части озер, но иногда их отмечают и в литорали.

Массовые формы пелагиали *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* были постоянными компонентами фауны зарослей и почти во всех водоемах входили в число доминирующих и по биомассе среди Copepoda. Придонные виды циклопов количественно, по всей видимости, недостаточно полно учтены, что заметно по отсутствию представителей родов *Paracyclops*, *Ecthocyclops*, *Tropocyclops*, развитие которых приходится на теплое время года.

Диаптомиды оказались достаточно характерной частью прибрежного планктона, в отдельных водоемах (оз. Красненькое) биомасса этих раков достигала 30% от биомассы отряда.

Таблица 3

Видовой состав летнего пелагического и литорального зоопланктона озер

II. Ветвистоусые раки

№№	Таксоны	Литораль	Пелагиаль	Встречаемость	
				Лит	Пел.
1.	*Acroperus harpae* (Baird)	1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 12, 13, 14, 15		73	0
2.	*Alona costata* (Sars)	1, 2, 3		20	0
3.	*A. quadrangularis* (O. F Müller)	3, 4, 5, 9, 10, 13, 14		47	0
4.	*A. rectangula* Sars	12, 13, 14		20	0
5.	*Alonella nana* (Baird)	1, 3, 4, 6, 10, 15		40	0
6.	*Alonopsis elongata* (Sars)	14, 15		13	0
7	*Bosmina coregoni* Baird	1, 5, 12	1, 5, 6, 12	20	27
28.	*B. c. lillejborgi* (Sars)	5		7	0
9.	*B. c. gibbera* (Schoedler)	3		7	0
10.	*B. kessleri* Uljanin	6	1, 4, 11	7	20
11.	*B. longirostris* (O. F Müller)	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14	1, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 15	87	53
12.	*B. l. similis* Sars		2	0	7
13.	*B. l. cornuta* Jurine		2	0	7
14.	*B. obtusirostris* Sars	3, 5, 15	1, 5	20	13
15.	*Ceriodaphnia laticaudata* P. E. Müller	2, 6, 14		20	0
16.	*C. quadrangula* (O. F Müller)	1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15	4, 10, 15	87	20
17	*C. pulchella* Sars	1		7	
18.	*C. reticulata* Jurine	3	13, 15	7	13
19.	*C. setosa* Matile	5, 12	5	13	7
20.	*Chydorus globosus* Baird	5, 15		13	0
21.	*C. sphaericus* (O. F. Müller)	1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10, 11, 12, 13	1, 4, 5, 11, 14	80	40

22.	*C. s. alexandrovi* Poggenpol	5		7	0
23.	*Camptocercus lilljeborgi* Schoedler	14		7	0
24.	*C. rectirostris* Schoedler	3		7	0
25.	*Daphnia cristata* Sars	1, 3, 5, 9, 12	1, 2, 4, 6, 10, 12, 15	33	47
26.	*Daphnia cucullata* Sars	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 11, 12, 13	4, 5, 6, 7, 9, 11, 12	73	47
27	*D. galeata* Sars	2	10	7	7
28.	*D. longispina* O. F Müller	3, 6, 10	10	20	7
29.	*Diaphanosoma brachyurum* (Levin)	1—13, 15	1, 2, 4, 5, 6, 7, 10, 12, 15	93	60
30.	*Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller)	1, 4, 5, 11, 12, 13, 14		47	0
31.	*Graptoloberis testudinaria* (Fischer)	1, 2, 3, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14		73	0
32.	*Holopedium gibberum* Zaddach		15	0	7
33.	*Leptodora kindti* (Focke)	1, 4, 6, 7, 11, 12	1, 7, 9, 10, 12, 14, 15	40	47
34.	*Leydigia leudigi* (Leydig)	6, 9		13	0
35.	*Monospilus dispar* Sars	4, 6		13	0
36.	*Moina* sp.		2	0	7
37	*Ophryoxus gracilis* Sars	1		7	0
38.	*Pleuroxus aduncus* (Jurine)	9, 12, 13		20	0
39.	*P truncatus* (O. F Müller)	5, 6		14	7
40.	*Polyphemus pediculus* (Linne)	2, 3, 5, 6, 8—10, 12—15		73	14
41.	*Rhynchotalona rostrata* (Koch)	3, 4, 5, 6, 7, 8, 9		47	0
42.	*Scapholeberis kingi* Sars	2		7	0
43.	*S. mucronata* (O. F Müller)	1, 2, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15		80	0
44.	*Simocephalus vetulus* (O. F Müller)	1, 5, 12, 13		20	0
45.	*Sida crystallina* (O. F Müller)	1, 3, 5, 6, 12, 13	10	40	7
46.	*Pseudosida bidentata* Herrick	2			

Таблица 4

Видовой состав летнего пелагического и литорального зоопланктона озер

III Веслоногие раки

№№	Таксоны	Литораль	Пе.	Встречаемость, %	
				Лит.	Пел.
1.	*Acanthocyclops viridis* (Jurine)	2, 5		13	0
2.	*Cyclops lacustris* Sars		2	0	7
3.	*C. abyssorum* Sars	5	5	7	7
4.	*C. insignis* Claus	10		7	0
5.	*C. kolensis* Lilljeborg		6	0	7
6.	*C. scutifer* Sars	1	1, 10, 15, 5, 3	7	33
7	*Eucyclops denticulatus* (Graeter)	4, 5, 12, 10		27	0
8.	*E. macrurus* (Sars)	1, 2, 4, 5, 6, 9, 12, 14		53	0
9.	*E. macruroides* (Lilljeborg)	2		7	0
10.	*E. serrulatus* Fischer	10	10	7	7
11	*Macrocyclops albidus* (Jurine)	2, 4, 5, 12, 14, 10		40	7
12.	*M. fuscus* (Jurine)	15		7	0
13.	*Mesocyclops leuckarti* (Claus)	1, 2, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14	1—15	67	100
14.	*Microcyclops minutus* (Claus)	1		13	0
15.	*Thermocyclops crassus* (Fischer)		12	0	7
16.	*T oithonoides* (Sars)	1—10, 12	1, 2—7, 9, 10, 12, 15 •	83	73
17.	*Eudiapthomus gracilis* (Sars)	3, 5, 6, 13	2, 5, 6, 7, 8, 12	27	40
18.	*E. graciloides* (Lilljeborg)	1, 3, 14	1, 4, 10, 14, 15	20	33
19.	*Heterocope appendiculata* Sars	1, 10	1, 15	13	13
20.	*Nitocrella hibernica* Brady	12		7	0
21.	*Canthocamptus staphylinus* Jurine	5		7	0
22.	*Attheyella crassa* (Sars)	12		7	0

Все три вида гарпактицид *Attheyella crassa*, *Canthocamptus staphylinus*, *Nitocrella hibernica* были отмечены исключительно в литоральных пробах, биомасса их популяций была незначительна.

Количественные показатели развития литорального зоопланктона

До получения надежных данных о динамике температурных и трофических условий в литорали озер и влиянии, которое эти условия оказывают на темп роста, плодовитость, выживаемость, интенсивность обмена гидробионтов, наиболее информативным, в известном смысле интегрирующим показателем количественного развития литорального зоопланктона и потенциальной роли его в продукционных процессах водоема, остается биомасса.

По абсолютному значению биомассы зоопланктона в литорали все рассматриваемые водоемы можно подразделить на две группы: 1) с низкой биомассой, меньше 2 г/м^3. 2) с высокой биомассой, большей 2 г/м^3

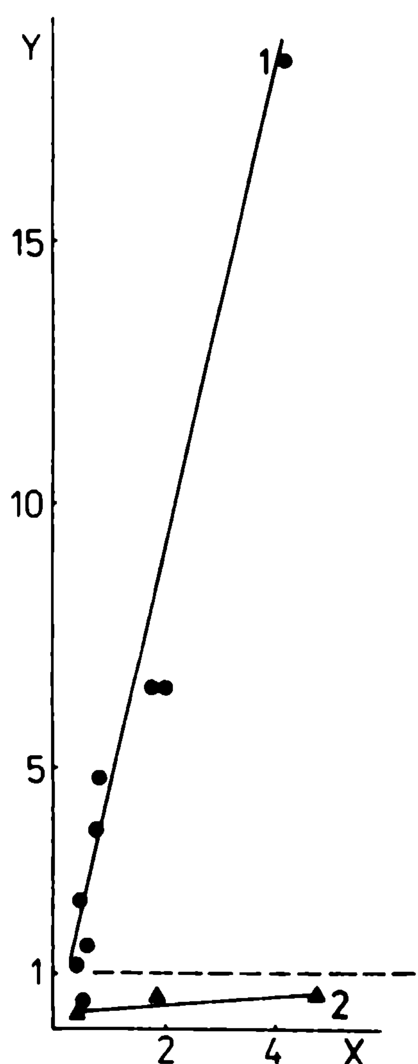
В первую группу попадают все озера с естественными условиями поступления биогенов, а также оз. Гусиное, удобрение которого закончилось в 1973 г. Ко второй относятся озера, кругооборот биогенов которых включает летнее поступление минеральных форм азота и фосфора в виде удобрений (оз. Красненькое, Мостище и Ямное). Во всех удобряемых озерах биомасса зоопланктона в открытой части, вследствие значительной нагрузки со стороны выращиваемых в них сиговых рыб, не превышала в этот период 1—2 г/м^3 В группе естественных водоемов этот показатель колебался от 0,3 до 4,3 г/м^3

Представляет определенный интерес сопоставить количественные показатели развития зоопланктона пелагиали и литорали внутри выделенных групп и между ними. В качестве таких показателей были выбраны биомасса пелагического зоопланктона как аргумент, и отношение биомассы пелагического зоопланктона к биомассе литорального как функция (см. рис.).

В группе неудобряемых озер отношение биомассы пелагического зоопланктона к биомассе литорального в большинстве озер было больше единицы, резко возрастая с увеличением биомассы пелагического зоопланктона. Лишь при значениях аргумента около 0,3 г/м^3 (оз. Сосьво) величина функции составила около 0,48. Любопытно, что за исключением оз. Калищевского значения соотношения биомасс зоопланктона двух сообществ (y) и биомассы пелагического зоопланктона (x) в исследуемых озерах довольно удовлетворительно описываются линейной функцией $y=4,29x$.

Является ли это случайным совпадением или выражением неясных биологических закономерностей — судить пока еще рано.

В группе удобряемых озер соотношение между биомассой пелагического и литорального зоопланктона, по крайней мере, по тем материалам, которыми мы располагали, было совершенно иным. Во всех случаях биомасса в литорали была существенно выше таковой в открытой части водоема и, хотя тенденция к увеличению



Изменение соотношения биомассы пелагического и литорального зоопланктона (ось *y*) в неудобряемых (*1*) и удобряемых (*2*) озерах северо-запада Европейской части СССР в зависимости от величины биомассы (г/м^3) зоопланктона в открытой части водоема (ось *x*).

функции с ростом аргумента намечалась и здесь, однако процесс этот происходил в 12 раз медленнее, чем в водоемах первой группы. В итоге величина функции в интервале реальных значений аргумента так и не достигла 1.

Рассматривая обе совокупности значений функции, полученные для реальных величин аргумента, следует сделать вывод, что в удобряемых озерах роль литорального зоопланктона много выше, чем в водоемах со сбалансированным биогенным режимом, а это значит, что литоральная зона озер в большей мере реагирует на удобрение водоема. К такому же выводу в свое время пришла Т. М. Владимирова (1968). Среди ее материалов по оз. Жемчужное (Карельский перешеек) имеются данные о развитии зоопланктона в обоих сообществах в присутствии рыб-планктофагов и без них. Эти данные позволяют в какой-то мере ответить на другой вопрос: как влияет на соотношение биомасс обоих сообществ интенсивное выедание ракообразных рыбами-планктофагами? Соотношение биомасс зоопланктона пелагиали и литорали удобряемого оз. Жемчужное, рассчитанное по данным Т. М. Владимировой (1968) менялось от 0,045 в 1961 г. (без рыбы) до 0,5 в 1962 г. (с рыбой). Величина биомассы пелагического зоопланктона в эти годы различалась незначительно, значит реакция гидробионтов в литорали на увеличение трофии в год без пресса рыб была более значительной. Примечательно, что соотношения функции и аргумента за 1962 г. хорошо совпали с нашими материалами по удобряемым озерам, а за 1961 г. (без влияния на зоопланктон рыб) оказались вне зависимости.

По-видимому, пресс рыб выравнивает реакцию обоих сообществ зоопланктона на внесение удобрений.

Выводы

1. В составе литорального зоопланктона малых озер Северо-Запада представлены те же формы ракообразных, что и в крупных озерах.

2. Массовое развитие в большинстве неудобряемых озер получают как специальные зарослевые формы ракообразных, так и несколько видов общих с пелагиалью: *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachiurum*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus graciloides*.

3. В удобряемых озерах основу биомассы зоопланктона литорали составляют почти исключительно общие с пелагиалью виды ветвистоусых раков.

4. Биомасса литорального зоопланктона в удобряемых озерах в 2—6 раз выше, чем пелагического. В естественных водоемах, как правило, соотношение обратное. Зависимость получена для летних месяцев (июль—август)

5. Сообщество литорального зоопланктона реагирует на внесение удобрений в большей мере, чем пелагического.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. Р. Влияние минеральных удобрений на зоопланктон озер. – Научн. тр. ГосНИОРХ, вып. 224, с. 60—69.

Балушкина Е. В., Винберг Г Г Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных.— В кн.: Общ. основы изучения водн. экосистем Л. 1979, с. 169—172.

Баранов И. В., Салазкин А. А. Химические и биологические методы повышения продуктивности озер. М., 1969, 128 с.

Боруцкий Е. В. Harpacticoida пресных вод. М., 1952, 425 с.

Боруцкий Е. В. Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб. М., 1960, с. 218.

Бенинг А. Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси, 1941, 384 с.

Владимирова Т М. Влияние полихлорпинена (ПХП) и минеральных удобрений на кормовую базу рыб оз. Жемчужного (Карельский перешеек). Автореф. канд. дис., Л., 1968, 24 с.

Заходнова Т А. Микрофитобентос малых озер Северо-Запада и его роль в биотическом балансе. Автореф. канд. дис., Л., 1984, 22 с.

Зимбалевская Л. Н. Распределение фитофильных беспозвоночных и методы их количественного учета.— Гидроб. журн., 1972, т. 8, № 2, с. 47—53.

Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л., 1970, 744 с.

Лаврентьева Г М. Фитопланктон малых озер Северо-Запада как ценоз и проблема управления экосистемами рыбохозяйственных водоемов. Автореф. докт. дис., Л., 1984, 44 с.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.— Л. 1964, 327 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1982, 33 с.

Петров В. В. Роль некоторых факторов в развитии зоопланктона и зообентоса малых озер Северо-Запада РСФСР.— Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 79, с. 77—90.

Покровский В. В. (ред.) Рыбохозяйственный кадастр малых озер Ленинградской области. Ч. I.— Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 124, 168 с. Ч. II — Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 128, 158 с.

Рылов В. М. Пресноводные Calanoida СССР Л., 1930, 288 с.
Рылов В. М. Cyclopoida пресных вод. Л., 1948, 318 с.
Руденко Г П. (ред.) Справочник по озерному и садковому рыбоводству. М., 1983, 312 с.
Саватеева Е. Б. Обзор и анализ приборов и способов, применяемых при исследовании макрофауны зарослей.-- Тез. докл. к совещ. по методам гидробиол. исслед., Л., 1967, с. 34--37
Сидоров Г П. Биологическая характеристика и продукция рыб оз. Б. Харбей. — В кн.: Продуктивность оз. вост. ч. Большеземельской тундры, Л., 1976, с. 110—130.
Смирнов Н. Н. Chydoridae фауны мира. Л., 1971, 531 с.
Смирнов Н. Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Л., 1976, 237 с.
Тихомирова Л. П Питание и пищевые взаимоотношения рыб озера Кривого.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 99, с. 101—122.
Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии.— В кн.: Фауна озер Карелии. М.- Л. 1965, с. 101—122.

Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass caiculation of plankton rotifers.— Arch. Hydrobiol. Erg. Limnol. 1977, p. 71—78.

I. G. Moiseeva, V. R. Alexeev

THE FAUNA OF CLADOCERA AND COPEPODA IN THE LITTORAL ZONE OF SMALL LAKES OF THE NORT-WESTERN USSR

The list of species and data on their abundance in the littoral zone of 15 small lakes of Karelian isthmus, southern part of Leningrad region and Pskov region are presented. It is demonstrated that the biomass of littoral zooplankton in the meliorated lakes is much higher than the pelagic one in non-meliorated lakes there is a reverse relation.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

М. Б. Иванова, А. А. Симонян

ХИЩНОЕ ПИТАНИЕ CYCLOPS STRENUUS V. SEVANI MESCHKOVA В ОЗЕРЕ СЕВАН

Изучение трофических связей в биоценозах стало в настоящее время необходимой частью гидробиологических исследований. Особенную трудность при разделении биоценозов на трофические уровни представляет группа факультативных хищников, к которым относятся многие массовые виды циклопов. Как показали наблюдения, в питании старших возрастов этих циклопов значительную роль в рационе, наряду с пищей животного происхождения, играют крупные водоросли и частицы детрита. В таблице, приведенной в сводном томе МБП (Morgan, 1980), указано, что водоросли входят в спектр питания таких видов, как *Thermocyclops neglectus* (Fisher), *Eucyclops agilis* (Koch), *E. macrurus* (Sars), *E. macruroides* (Lilljeborg), *Mesocyclops oithonoides* Sars, *M. leuckarti* Claus, *Acanthocyclops viridis* (Jurine), *Cyclops abyssorum* Sars, *C. strenuus* Fisher К этому списку следует добавить *C. scutifer* Sars (Монаков, 1976), *C. vicinus* Uljanin (Иванова, Гутельмахер, 1977) и, вероятно, еще ряд других форм. Очевидно, что при расчетах продукции планктонного сообщества как разницы между продукцией видов, входящих в сообщество, и рационом планктонных хищников" можно допустить значительные ошибки, считая, что перечисленные виды циклопов удовлетворяют свои потребности в энергии только за счет хищничества (Иванова, Крылов, 1983) Следовательно, первостепенное значение при изучении распределения потока энергии имеет исследование питания факультативных хищников.

В качестве рабочей гипотезы можно принять, что доля животных в рационе факультативных хищников определяется двумя факторами. Во-первых, это зависит от наличия в планктоне жертв, доступных для данного вида хищников. Степень доступности пищевых объектов, как известно, связана в основном с соотношением размеров хищника и жертвы и скоростью движения того и другого (Цейтлин, 1976; Kerfoot, 1978; Landry, 1978; Cerritsen, 1978; Bartell, 1982 и др.) Во-вторых, спектр питания во многом определяется вероятностью встречи хищника с доступной ему жертвой, т. е. соотношением концентрации хищников и жертв. Следовательно, при исследовании питания факультативных хищников важное значение имеет изучение избирательности питания и зависимости скорости питания от концентрации пищевых организмов. Особый интерес представляет

определение тех минимальных концентраций жертв, при которых факультативные хищники питаются преимущественно пищей неживотного происхождения.

Объектом данного исследования было питание рачков старших возрастов (5—6 копеподитные стадии), относящихся к виду *Cyclops strenuus v. sevani*, которые в массе встречаются в планктоне оз. Севан.

В настоящее время Севан привлек особое внимание гидробиологов в связи с изменениями, происходящими в экосистеме озера. На водоеме проводятся детальные исследования с целью разработки прогноза его дальнейшего развития. Необходимой частью этих работ должно быть определение продукции зоопланктона, которое затруднительно сделать без знания количественных характеристик питания севанских циклопов.

Материал и методика

При экспериментальном изучении питания циклопов наиболее часто используется метод определения скорости питания монокультурами или искусственно составленными смесями из 2—4 видов корма. Эти опыты дают возможность количественно оценить зависимость скорости потребления пищи от ее концентрации и при смеси кормов в какой-то степени оценить возможную избирательность питания. Наибольший интерес для расшифровки процессов, происходящих в конкретном водоеме, представляют опыты, в которых хищникам предлагается природная смесь кормов, причем соотношение отдельных видов пищевых организмов в эксперименте соответствует тому же в изучаемом водоеме. Ранее был предложен метод определения некоторых характеристик питания планктонных животных концентрированным озерным планктоном (Вардапетян, 1972; Иванова, Гутельмахер, 1977; Крылов, Гутельмахер, Иванова, 1977), который был использован при изучении питания севанского циклопа.

Схема постановки эксперимента была следующая. В Малом Севане сетью Джеди (газ № 68) собирали зоопланктон с глубины 30—0 м. Отловленный зоопланктон выпускали в эмалированное ведро, заполненное водой из озера. Затем, непрерывно перемешивая, воду с планктоном разливали в банки объемом 1,25 л, оставляя под завинчивающейся крышкой воздушное пространство. Для выявления эффекта выедания зоопланктон приходилось сильно сгущать, однако соотношение между отдельными видами сохранялось при этом таким же, как в озере. Часть банок с зоопланктоном фиксировалась формалином сразу после их наполнения. Далее они использовались для определения начальной численности животных (начальный контроль). Остальные банки подвешивались к плоту в озере на глубине около 2 м. Волнение в озере обеспечивало постоянное легкое перемешивание воды в подвешенных банках. Завинчивающиеся крышки с плотными резиновыми прокладками препятствовали проникновению воды из озера внутрь опытных банок. Через сутки опыты снимались и весь зоопланктон просчитывался под бинокy-

Таблица 1

Средняя длина ($\bar{L}$), масса тела ($\bar{W}$) и средняя начальная численность животных (N_0) в опытах с озерным зоопланктоном

№№ п/п	Название размерной группы	$\bar{L}$, мм	$\bar{W}$, мг	N_0 в 1980 г. экз/л				N_0 в 1981 г., экз/л			
				10/X	15/X	20/X	26/X	18/VI	24/VI	1/VII	8/VII
0	Циклопы к. с. 4—6	1,5	9,1 10^{-2}	40	25	28	20	106	27	82	105
1	Циклопы к. с. 1—3	0,6	1,2 10^{-2}	37	19	8	7	157	58	239	95
2	Диаптомусы к. с. 3—6	1,3	8,5 10^{-2}	370	379	392	254	25	14	20	33
3	Диаптомусы к. с. 1—2	0,7	1,4 10^{-2}	73	72	67	38	29	5	9	38
4	Науплии копепод	0,24	1,6 10^{-3}	885	291	367	146	404	50	325	482
5	Дафнии половозрелые	1,5	0,17	176	191	484	363	0	0	7	21
6	Дафнии молодь	0,7	2,3 10^{-2}	106	216	155	147	0	0	30	31
7	Мелкие коловратки	0,15	8,0 10^{-4}	822	248	583	359	5332	105	302	381
8	Аспланхны	0,6	0,04	0	0	0	0	6	93	175	78

ляром. Отсутствие в опытах осевшего зоопланктона позволило предположить, что изменение концентрации отдельных видов произошло за счет выедания их хищниками. Равномерность разлива зоопланктона по банкам проверяли по численности животных в начальном контроле (по 3 повторностям). Оказалось, что при последовательном разливе зоопланктона по банкам порциями по 100 мл поочередно во все банки, пределы колебаний численности животных не превышали 15% от средней. Средняя конечная численность (N_{ti}) определялась по 7 повторностям, отклонения от средней в опыте были несколько выше (до 20% при количестве животных менее 100 экз./л и более 20% при численности менее 20 экз./л), чем в контроле, поэтому отдельные случаи, когда значение N_{ti} было менее 10 экз./л при дальнейших расчетах не принимались во внимание.

Всего было поставлено 8 серий опытов: 4 серии в октябре 1980 г. при температуре воды около 10° С и 4 — в июне—июле 1981 г. при 18—20° С. Сведения о начальной численности животных в разных сериях опытов приведены в табл. 1.

При обработке проб нехищный зоопланктон был разделен на размерные группы, всего было выделено 8 групп. В табл. 1 приведены средние значения длины тела планктонных животных и рассчитанные по длине массы тела. Для пересчета были использованы стандартные зависимости (Балушкина, Винберг, 1979). В дальнейшем для сокращения объема таблиц группы будут даваться под номерами, присвоенными им в табл. 1.

Дополнительно были также поставлены опыты по питанию циклопов одним видом корма — науплиями копепод. Эти эксперименты проводили в лаборатории в июне—июле 1981 г Температура воды в опытных сосудах была около 20° С. Объем опытных сосудов был равен 200 мл. Предварительно были сделаны две серии опытов для проверки возможного влияния объема воды на результаты экспериментов. Сравнивались объемы 200, 500 и 1000 мл. Выяснилось, что число съеденных за сутки науплиев в этих пределах не зависело

Таблица 2

Средние начальные и конечные численности науплиев в опытах с одним видом корма

№ серии	Число циклопов в 200 мл	N_0 науплиев в 200 мл				N_t науплиев в 200 мл			
		1	2	3	4	1	2	3	4
I	5	100	50	20	10	40	12	8	3
II	10	100	50	20	10	64	30	9	4
III	20	100	50	20	200	51	30	10	102

от объема воды. Данные по начальной и конечной численности циклопов и науплиев в лабораторных условиях приведены в табл. 2.

2. Избирательность хищного питания у севанских циклопов

Для определения отношения циклопов к разным возможным кормовым объектам были рассчитаны индексы избирательности питания по В. С. Ивлеву (1977) и Е. С. Юрочко (1976). При этом число потребленных за сутки жертв приравнивалось к разнице их численности в начальном контроле (N_o) и в эксперименте через сутки (N_t). Результаты расчета коэффициентов по Ивлеву (табл. 3) показали, что всех планктонных животных можно разделить на три группы. К первой были отнесены те организмы, для которых индекс избирательности во всех опытах имел отрицательное значение. Это, по-видимому, можно рассматривать как свидетельство того, что эти виды корма циклопом не используются или используются слабо. В эту группу вошли копеподиты 3—6 стадий развития диаптомусов, дафнии всех размеров и аспланхны (в опытах 1981 г.). Вторую группу составили те виды кормовых организмов, для которых индекс Ивлева принимал как отрицательное, так и положительное значение и, следовательно, можно предположить, что такие животные при определенных условиях могут быть использованы циклопами в качестве источника пищи. Сюда относятся копеподиты 1—3 стадии самих циклопов и 1—2 стадии диаптомусов. И, наконец, третья группа — это те животные, для которых индекс избирательности всегда имел положительное значение: науплии копепод и мелкие коловратки (преимущественно относящиеся к родам *Brachionus* и *Keratella*).

Для используемых циклопом организмов 2 и 3 группы были рассчитаны коэффициенты относительного избирания их циклопами по методу Е. С. Юрочко (1976) (табл. 3), что позволило построить ряд, в котором увеличивается вероятность избирания: копеподиты 1—3 циклопов, копеподиты 1—2 диаптомусов, мелкие коловартки, науплии копепод.

Существует мнение, что максимальная величина отношения длины тела жертвы к длине тела хищника ($L_ж/L_x$) составляет около 30% (Тимонин, Цейтлин, 1976; Landry, 1978) Связь размеров жертв с избирательностью их хищниками объясняют отчасти зависимой от размеров тела скоростью передвижения планктонных животных. Например, согласно данным Церритсена (Cerritsen, 1978)

Таблица 3

Индексы избирательности хищного питания циклопов по В. С. Ивлеву (Е) и Е. С. Юрочко (J_i/J_{max})

Дата	Группы планктонных животных															
	1		2		3		4		5		6		7		8	
	E	J_i/J_m	E	J_i/J_m	E	J_i/J_m	E	J_i/J_m	E	J_i/J_m	E	J_i/J	E	J_i/J_m	E	J_i/J_m
1980 г.																
10/X	0	0,59	—1	—0,16	—0,22	0,36	0,24	1	—1	—0,11	—1	—0,17	0,06	0,65		
15/X	0,21	0,67	—0,25	0,27	—0,12	0,38	0,42	1	—1	—0,62	—1	—0,06	0,28	0,79		
20/X	0,27	0,40	—0,75	0,05	0,09	0,46	0,46	1	—0,88	0,02	—1	—0,07	0,22	0,59		
26/X	0,33	0,80	—1	—0,005	0,47	0,95	0,48	1	—1	—0,02	—1	—0,11	0,36	0,73		
1981 г.																
18/VI	—0,24	0,30	—1	—0,6	—0,25	0,71	0,10	1					0,01	0,64	—1	—0,80
24/VI	—0,9	0,37	—1	—0,5	0,06	0,87	0,14	1					0,41	1,8	—0,88	0,05
1/VII	0,14	0,51	—0,64	0,17	0,11	0,86	0,19	1	—1	—0,5	—0,04	0,33	0,18	0,97	—0,14	0,01
8/VII	—0,19	0,58	—1	—0,2	—0,18	0,58	0,08	1	—1	—0,6	—0,54	0,11	0,08	0,99	—0,30	0,45
Средний индекс Юрочко		0,53		—0,12		0,65		1		—0,43		0,005		0,90		—0,07

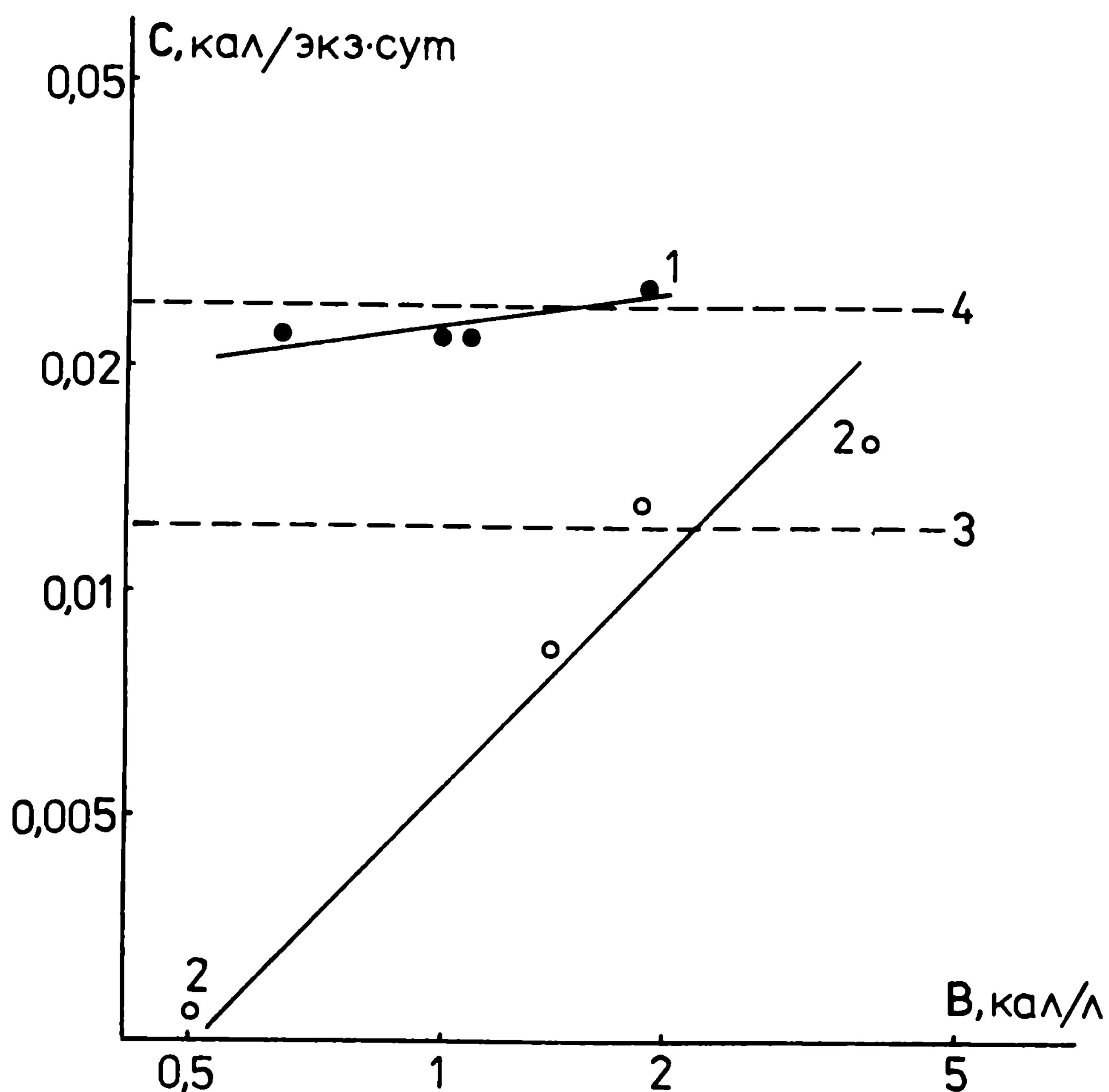


Рис. 1. Зависимость между экологическим рационом циклопов за счет хищного питания и биомассой кормовых организмов.

По абсциссе — биомасса кормовых организмов, кал/л; *по ординате* — рацион, кал/экз сут. *1* — по данным осенних опытов, *2* — по данным летних опытов, *3* физиологический рацион при 10° С, *4* — то же при 20° С. Масштаб логарифмический.

скорость плавания науплиев и копеподитов 1 у *Cyclops scutifer* равна 0,15—0,25, копеподитов 2—4 стадии — 0,5—2,5, 5-й стадии 2—4 мм/с. Кроме того, чем крупнее жертва, тем меньше вероятность, что атака планктонного хищника закончится поимкой и поеданием жертвы (Kerfoot, 1977). Данные опытов с севанским циклопом в общем подтверждают зависимость избирательности его питания от размера кормовых организмов (табл. 1). Оптимальные размеры жертвы для изучаемого вида циклопов, по-видимому, близки к средним размерам науплиев копепод, что позволяет отнести этих циклопов к мелким планктонным хищникам (Крылов, 1984). Максимальные размеры потребляемых кормовых организмов в наших опытах оказались несколько больше, чем приведенная выше граница наибольшее значение $L_м/L_х$ было около 50%.

Обращает на себя внимание, что младшие возрастные стадии дафний, если судить только по их размерам, должны были использоваться циклопами, наряду с младшими копеподитными стадиями диаптомусов, однако во всех опытах индекс избирательности, рассчитанный для молоди дафний, был отрицательной величиной. Остается возможность, что часть молоди дафний (в первую очередь это касается дафний, возраст которых менее одних суток) была

потреблена циклопами, но это осталось неучтенным. Действительно, в опытах имело место размножение дафний, за счет чего в отдельных сериях экспериментов $N_0 < N_t$. Так как было невозможно отловить всех циклопов из планктона, то конечного контроля без хищников не было. Наиболее вероятна эта ошибка в опытах в июне—июле 1981 г когда температура воды была 18—20° С. В меньшей степени ошибка эксперимента могла повлиять на результаты расчета индекса элективности в опытах в октябре 1980 г., когда из-за низкой температуры воды и малой плодовитости дафний относительная численность отродившихся за время эксперимента дафний должна быть меньше, чем в летние месяцы, и слабее влиять на результаты расчетов индексов избирательности. Однако и в этих сериях индексы избирательности имели отрицательную величину. Можно предположить, что препятствием к выеданию молоди дафний служат хитиновые покровы тела. Возможно, что число атак циклопов на одноразмерных рачков — младших копеподитов циклопов и диаптомусов и молодь кладоцер — было одинаковым, но неудачных атак в случае встречи с дафниями было больше, чем при встрече с копеподами того же размера. Так, по данным уже цитированной выше работы Керфута (1977) при соотношении размеров хищного циклопа *Acanthocyclops bicuspidatus* (Claus) и босмины более 30% всего около 2% атак кончалось захватом жертвы.

Подводя итог, можно сделать заключение, что главными кормовыми объектами для старших возрастов севанского циклопа служат науплии копепод и мелкие виды планктонных коловраток. Старшие возраста диаптомусов и дафнии, по-видимому, не используются в Севане планктонными хищниками, что и следует учитывать при расчетах продукции сообщества зоопланктона в оз. Севане.

Влияние концентрации кормовых организмов на потребление их циклопами

Для определения количества энергии, потребляемого циклопами с животной пищей за сутки, все данные по численности кормовых организмов были пересчитаны и концентрации зоопланктона выражены в калориях. При этом было принято, что энергетический эквивалент массы тела планктонных животных (кроме *Asplanchna*) составляет 0,5 кал/мг сырой массы, для аспланхны — 0,25 кал/мг При расчете количества энергии, получаемой циклопами, учитывались данные только по потребляемым группам зоопланктона: науплиям, мелким коловраткам и младшим копеподитным стадиям диаптомусов и циклопов.

В осенних опытах, проводившихся при более низкой температуре воды, убыль кормов в расчете на одного циклопа (экологический рацион, $C_э$) оказалась практически независимой от начальной концентрации пищи: в пределах B_0 0,5—2 кал/л экологический рацион был равен 0.023—0,026 кал/экз. за сутки. Обычным способом по уравнению $C_ф = A/a$; $A = P + R$; $P = RK_2/(1 - K_2)$ был рассчитан

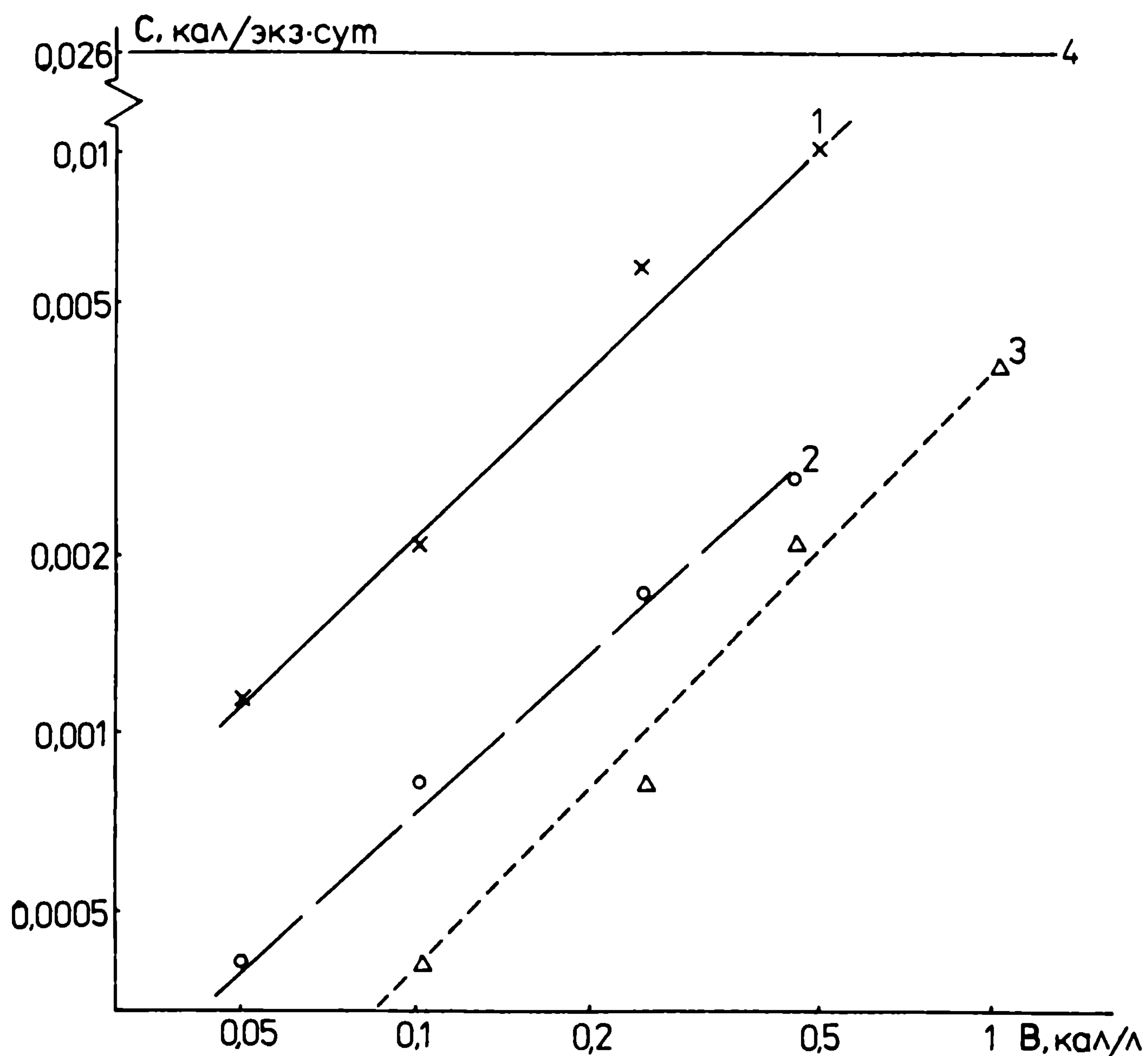


Рис. 2. Зависимость между потреблением науплиев и их концентраций в монокультуре.

По абсциссе биомасса науплиев, кал/л; *по ординате* рацион циклопов, кал/экз сут. *1* – число циклопов в опыте (200 мл) равно 5; *2* то же равно 10; *3* то же равно 20; *4* физиологический рацион циклопов при 20° С. Масштаб логарифмический.

физиологический рацион ($C_ф$). Траты на обмен определялись по уравнению Л. М. Сущени (1972), было принято, что K_2=0,2, *a* (усвояемость пищи)=0,8, Q_{10}=2,25. Как это хорошо видно на рис. 1, при всех концентрациях пищи осенью $C_э > C_ф$, т. е. потребности циклопов в энергии при этих концентрациях полностью могут быть удовлетворены за счет хищного питания.

Экологические рационы, рассчитанные по летним экспериментам, оказались по абсолютным значениям ниже, чем осенью. При близких к осенним начальных концентрациях кормовых организмов (0,5—3,6 кал/л) величина $C_э$ увеличивалась при возрастании концентрации от 0,003 до 0,16 кал/экз. за сутки (рис. 1) Только в опытах с наиболее высокой биомассой кормовых организмов было получено, что $C_э = C_ф$, иначе говоря только при B_0=3,6 кал/л количество энергии, полученное с животной пищей, могло удовлетворить рассчитанные по балансовому равенству потребности в энергии.

В проведенных параллельно летом опытах с одним видом корма — науплиями копепод — получены также очень низкие значения $C_э$, значительно меньше расчетных величин $C_ф$ (рис. 2). Эти серии опытов показали, что потребление науплиев зависело не только от их концентрации, но и от числа циклопов в опыте. Полученные в экспериментах с одним видом корма значения $C_э$ оказалось возможным аппроксимировать одной линией регрессии только в том случае,

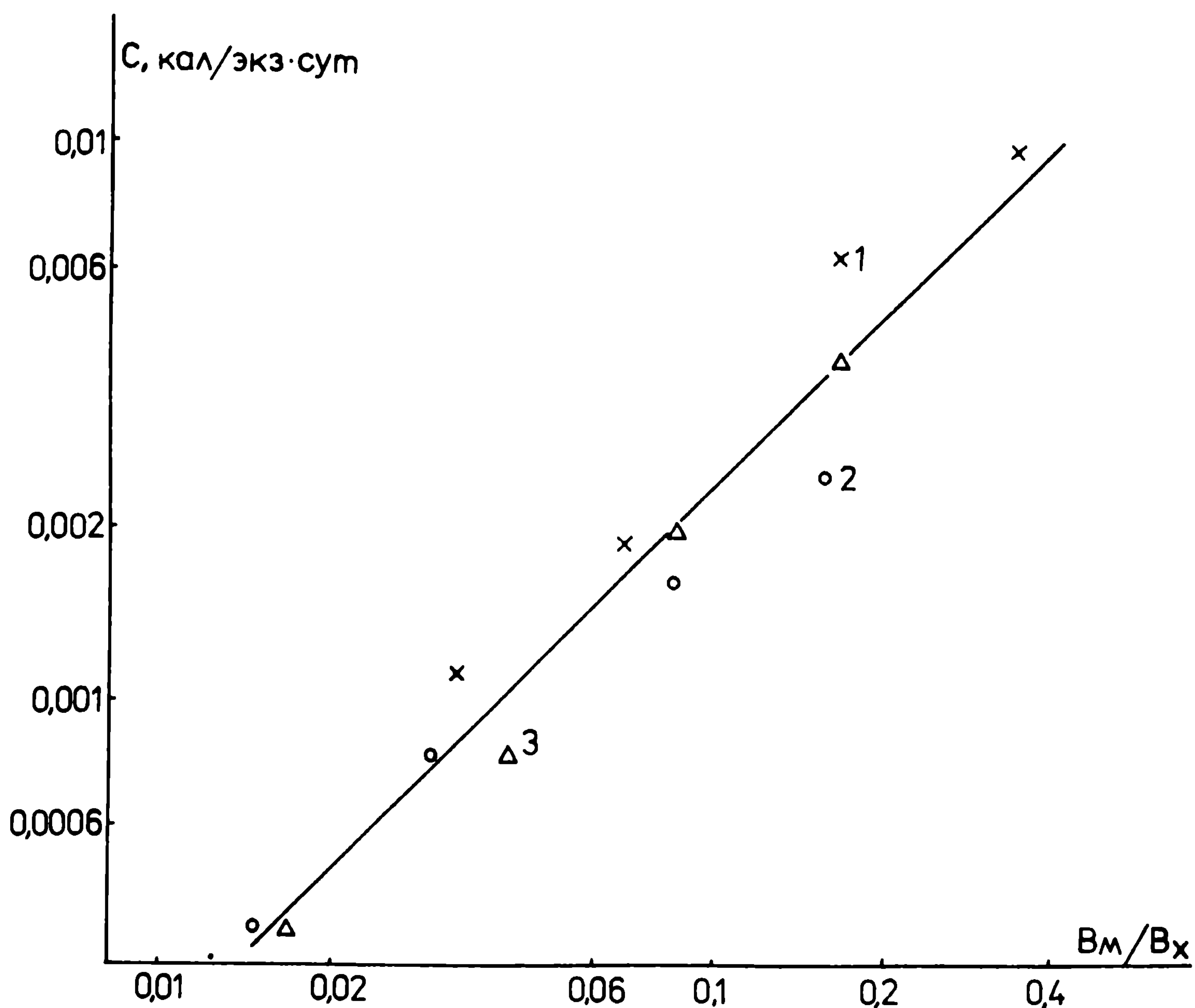


Рис. 3. Зависимость между потреблением науплиев и их относительной концентрацией.

По абсциссе отношение биомассы науплиев к биомассе циклопов; *по ординате* — как на рис. 2. *1, 2, 3*, как на рис. 2. Масштаб логарифмический

если по абсциссе откладывали не абсолютные значения биомассы науплиев, а отношение биомассы науплиев к биомассе циклопов (рис. 3).

Авторы настоящей статьи хорошо представляют себе, что полученные нетривиальные результаты по выеданию кормовых организмов при разных температурах и с разной плотностью посадки хищников нуждаются в дальнейшей проверке, потому формулируемые ниже тезисы следует рассматривать скорее как постановку вопроса для будущих исследований.

1. Физиологический рацион факультативных хищников зависит от температуры, так как с температурой связана скорость обмена, входящая в расчет $C_ф$. Степень удовлетворения потребностей в энергии за счет пищи животного происхождения (за счет хищничества) у факультативных хищников может меняться в широких пределах и зависит, по-видимому, в основном от числа вероятных встреч хищника и жертвы. Поэтому представляется вероятным, что для хищников более значима относительная, нежели абсолютная концентрация жертв.

2. При расчете того, какую часть своих потребностей в энергии факультативные хищники получают за счет потребления планктонных животных, нужно остерегаться внесения температурных поправок по аналогии с температурными поправками для скорости обмена.

Воздействие циклопов на биомассу кормовых организмов

Для ответа на вопрос о воздействии факультативных хищников на популяции их жертв рассчитывалось суммарное выедание циклопами как отдельных видов кормов ($\Sigma C_{эi}$), так и всех возможных кормовых объектов вместе ($\Sigma C_э$) Напомним, что серии опытов различались между собой как по биомассе кормовых организмов, так и по отношению биомассы хищников ($B_х$) к биомассе корма ($B_м$). Это отношение варьировало в экспериментах с естественным планктоном в пределах 1,04—3,52, с монокультурой науплиев от 2,86 до 66,7 (табл. 4).

Сопоставление $\Sigma C_{эi}$ и $\Sigma C_э$ с величинами B_i (биомассой одного вида корма) и $B_м$ привело к неожиданным результатам. Оказалось, что наблюдается достоверная корреляция между суммарным выеданием и биомассой жертв, причем на одну линию регрессии со сравнительно небольшим разбросом ложатся данные опытов как при температуре 10°, так и при температуре 20° С (рис. 4). Связь между значениями $\Sigma C_{эi}$ и $B_{мi}$ и $\Sigma C_э$ и $B_м$ может быть аппроксимирована линейной функцией: $\ln\Sigma C_{эi}=a+b\ln B_{мi}$ и $\ln\Sigma C_э=a+b\ln B_м$. Величины эмпирических констант a и b приведены в табл. 5. Обращает на себя внимание, что угловой коэффициент во всех уравнениях близок к 1. Аналогичное уравнение получено по зависимости суммарного выедания с биомассой науплиев в опытах с монокультурой (табл. 5, рис. 4). Таким образом, в первом приближении можно считать, что проведенные эксперименты показали, что воздействие факультативных хищников — циклопов — оказалось пропорциональным биомассе их жертв независимо от температуры и соотношения $B_х/B_м$.

Как уже говорилось выше, авторы рассматривают полученные результаты как предварительные и требующие проверки на различных водоемах с разным набором факультативных хищников. Однако,

Таблица 4

Отношение биомассы циклопов (B_x) к биомассе кормовых организмов ($B_м$) в опытах с природным зоопланктоном и с одним кормом

Природный зоопланктон		Науплии		
дата	$B_x/B_м$	серия	вариант	$B_x/B_м$
1980 г.				
1/X	1,04	I	1	2,9
15/X	1,18		2	5,9
20/X	1,23		3	14,3
26/X	1,62		4	28,6
1982 г.				
18/VI	1,35	II	1	6,4
24/VI	2,67		2	11,5
1/VII	2,01		3	32,3
8/VII	3,52		4	66,7
		III	1	11,5
			2	23,3
			3	58,8
			4	5,75

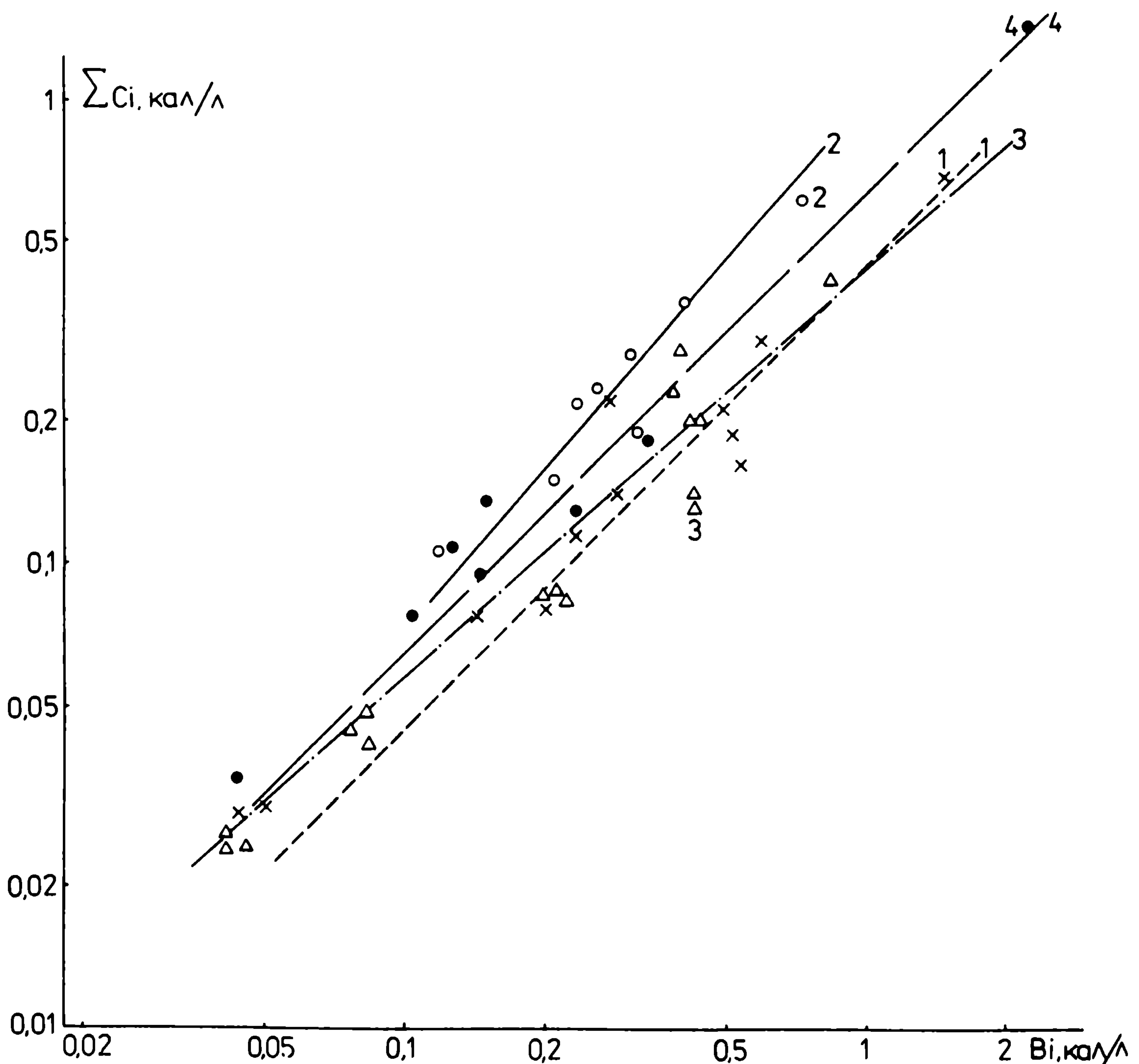


Рис. 4. Зависимость между суммарным выеданием жертв и их концентрацией.

По абсциссе — биомасса жертв, кал/л; *по ординате* — суммарное выедание жертв циклопами, кал/л·сут. *1* — младшие копеподитные стадии циклопов и диаптомусов, *2* — науплии в смеси кормов, *3* — науплии в монокультуре, *4* — мелкие коловратки. Масштаб логарифмический

если полученные для Севана результаты подтвердятся, то, по-видимому, мы натолкнулись на проявление чрезвычайно важной для существования сообщества закономерности относительного постоянства воздействия факультативных хищников на популяции жертв, что может указывать на наличие природной оптимизации процессов убыли биомассы и численности.

Таблица 5

Коэффициенты корреляции (r_{xy}) и эмпирические константы уравнений зависимости выедания от начальной биомассы кормовых организмов

Вид корма	Число измерений		$a \pm m_a$	$b \pm m_b$
Младшие копеподитные стадии циклопов и диаптомусов	15	0,92	$-0{,}84 \pm 0{,}20$	$0{,}96 \pm 0{,}12$
Науплии копепод в естественном планктоне	8	0,98	$0{,}033 \pm 0{,}074$	$1{,}19 \pm 0{,}10$
Науплии в монокультуре	14	0,96	$-0{,}85 \pm 0{,}14$	$0{,}89 \pm 0{,}08$
Мелкие коловратки	8	0,99	$-0{,}49 \pm 0{,}11$	$0{,}91 \pm 0{,}05$
Смесь кормов	8	0,77	$-0{,}72 \pm 0{,}08$	$1{,}27 \pm 0{,}43$

Как несомненный вывод из проделанной работы следует, что продукцию сообщества зоопланктона в водоемах (в том числе и в Севане) нельзя определить без изучения трофической схемы сообщества. Несмотря на полную правильность принципа расчета продукции сообщества как суммы продукций популяций за вычетом той части, которая используется внутри сообщества, использовать уравнение $P_б = P_м + P_х - C_х$ нельзя, пока в исследуемом сообществе не будет оценен истинный объем хищничества. Во всех без исключения озерных системах основную массу так называемых хищников составляют факультативные хищники — эврифаги, способные использовать в пищу, наряду с животными, также водоросли и частицы детрита соответствующего размера. По-видимому, их можно рассматривать как своего рода буферную систему, которая позволяет поддерживать стабильность сообщества.

ЛИТЕРАТУРА

Балушкина Е. В., Винберг Г Г Зависимость между массой и длиной у планктонных животных.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л. 1979, с. 169—172.

Вардапетян С. М. Трофические связи хищных ракообразных в озерном зоопланктоне.— Экология, 1972, № 3, с. 38—44.

Иванова М. Б., Гутельмахер Б. Л. Влияние хищных циклопов (Cyclops vicinus Uljanin) на формирование зоопланктонного комплекса.— Докл. АН СССР, 1977, т. 234, № 5, с. 1226—1229.

Иванова М. Б., Крылов П. И. Расчет „реальной" продукции зоопланктона на примере оз. Щучье (БАССР).— В кн.: Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л., 1983, с. 4—10.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев, 1977, 272 с.

Крылов П. И. Роль хищного зоопланктона в экосистеме озера. Автореф. канд. дисс. Л., 1984, 25 с.

Крылов П. И., Гутельмахер Б. Л., Иванова М. Б. Экспериментальное изучение трофических связей планктонных ракообразных в Тюпском заливе.— В кн.: Гидробиологические исследования на р. Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л., 1977, с. 78—86.

Монаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л., 1976, 170 с.

Тимонин А. Г., Цейтлин В. Б. Размерная и весовая структура сетного зоопланктона в тропическом океане.— Океанология, 1976, т. 16, вып. 3, с. 508—510.

Цейтлин В. Б. Стратегия охоты и вертикальное распределение пелагических зоопланктонофагов в тропическом океане.— Океанология, 1976, т. 16, вып. 5, с. 883—894.

Юрочко Е. С. О количественной оценке сравнительного избирания рыбами кормовых организмов.— Вопросы ихтиологии, 1976, т 16, вып. 5, с. 899—907

Bartell S. M. Influence of prey abundance on size-selective predation by bluegills.— Trans. Amer. Fish. Soc., 1982, vol. 3, N 4, p. 453—461.

Cerritsen J. Instar-specific swimming patterns and predation of planktonic copepods.— Verh. Int. Ver. theor. u. angew. Limnol., 1978, vol. 20, part 4, p. 2531—2536.

Kerfoot W. C. Implications of copepod predation.— Limnol. a. Oceanogr., 1977, vol. 22, N 2, p. 316—325.

Kerfoot W. C. Combat between predafory copepods and their prey: Cyclops, Epischura and Bosmina.— Limnol. a. Oceanogr., 1978, vol. 23, N 6, p. 1089—1102.

Landry M. R. Predatory feeding behavior of a marine copepod, Labidocera trispinosa.— Limnol. a. Oceanogr. 1978, vol. 23, N 6, p. 1103—1113.

Morgan N C. Secondary production. In: The functioning of freshwaters ecosystems, JBP, N 22, 1980, p. 251—285.

M. B. Ivanova, A. A. Simonian

THE PREDATION OF *CYCLOPS STRENUUS V SEVANI* MESCHKOVA IN THE LAKE SEVAN

The experiments of feeding of the cyclops by natural zooplankton and by only copepodan nauplii are discussed. It is established that main food of cyclops is nauplii, small rotifers and young copepodites of cyclops and diaptoms. Daphnia of all ages and copepodites 3—4 are used by cyclops very little. The electivity indices, calculated by the changes of the number of specimens of these 2 groups always had the negative value. The relation between the biomass of food organisms and the consumption rate of cyclops is obtained.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

В. Е. Панов

РОСТ И ПРОДУКЦИЯ ASELLUS AQUATICUS (L.) (ISOPODA) В ПРИБРЕЖНЫХ ЗАРОСЛЯХ НЕВСКОЙ ГУБЫ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

Рост водяных осликов (*Asellus aquaticus*) в экспериментальных условиях изучался рядом исследователей (Леванидов, 1949; Желтенкова, 1952; Prus, 1972 Marcus et al., 1978). Отдельные аспекты роста этих рачков в озерах рассматривались Андерсоном (Andersson, 1969) и Окленд (Okland, 1978). Продукционные исследования популяций *A. aquaticus* проводились в основном на водоемах Англии (Potter, Learner, 1974 Adcock, 1979. Murphy, Learner, 1982). Сведения о росте и продукционных возможностях популяций водяных осликов в водоемах СССР в литературе практически отсутствуют. Вместе с тем *A. aquaticus* может составлять основу рациона рыб (Berglund, 1968) и беспозвоночных хищников (Леванидов, 1949; Cockrell, 1984).

В прибрежных зарослях Невской губы Финского залива водяные ослики, создавая популяции со значительными численностями и биомассами, являются основным пищевым объектом для личинок стрекоз и других хищных беспозвоночных. Цель настоящего исследования состояла в изучении роста и продукции популяций *A. aquaticus* в Невской губе, играющих важную роль в функционировании сообщества зарослевых макробеспозвоночных в этом водоеме.

Материал и методика исследований

Исследования проводились с мая по ноябрь 1984 г. вблизи ж. д. ст. „Морская“ в зарослях камыша на постоянных станциях в 110 и 220 м от берега (станции М-110 и М-220, рис. 1) и в зарослях тростника в 500 м от берега (станция М-500). Грунт на станции М-110 — сильно заиленный песок, покрытый хорошо развитой дерновиной из корней камыша и водными мхами р. *Drepanacladus* и р. *Calliergon*. На станциях М-220 и М-500 грунт более плотный, дерновина образована корнями макрофитов, покрытых растительными остатками; погруженная растительность практически отсутствует. Глубина на ближней к берегу станции в течение периода наблюдений изменялась от 0,1 до 1,2 м; на дальней — от 0,5 до 1,6 м. На этих станциях были установлены минимальные и максимальные термометры, показания с которых снимались один раз в 2—3 дня.

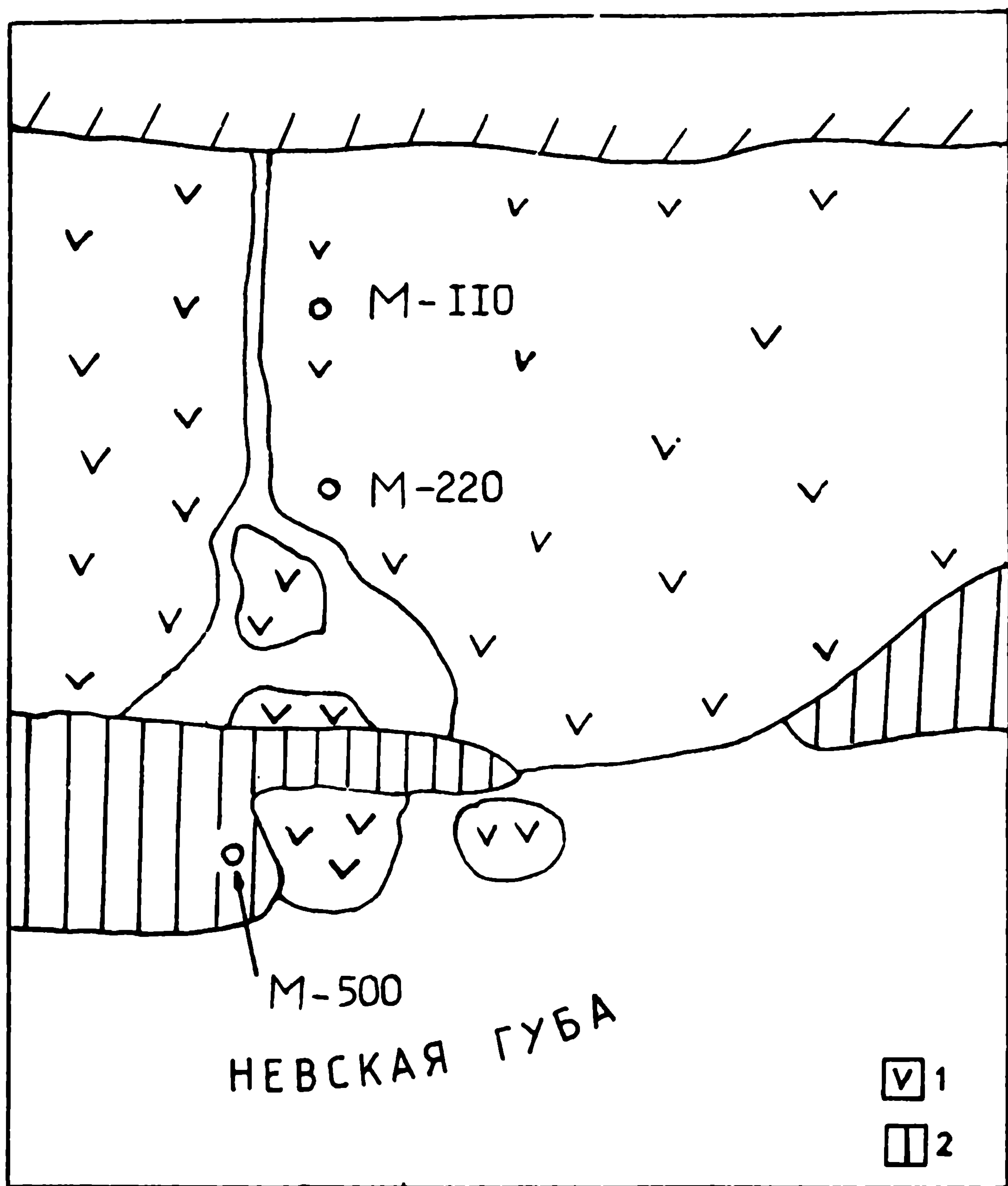


Рис. 1. Схема станций в зарослях макрофитов у северного берега Невской губы.
1 — камыш, 2 — тростник.

Усредненные данные о температуре воды за каждые 10 суток в период наблюдений приведены на рис. 2.

Количественные пробы макрофауны на всех станциях отбирались через каждые 20 дней с помощью специального устройства в виде жестяной трубы диаметром 0,4 м и высотой 1,5 м. Труба, снабженная режущими приспособлениями, плотно втыкалась в дерновину, и из нее доставалось все содержимое. Макрофауну выбирали из растительных остатков в лабораторных условиях. На станциях М-110 и М-500 отбирались дополнительно качественные пробы ракообразных.

У собранных водяных осликов измерялась длина тела и длина тельсона, определялась их сырая и сухая масса. У яйценосных самок подсчитывалось количество яиц или эмбрионов в выводковых сумках.

Содержание золы в сухом веществе *A. aquaticus* находили прокаливанием высушенных рачков в муфельной печи при температуре 400—450° С в течение 4 ч. Калорийность сухого вещества водяных

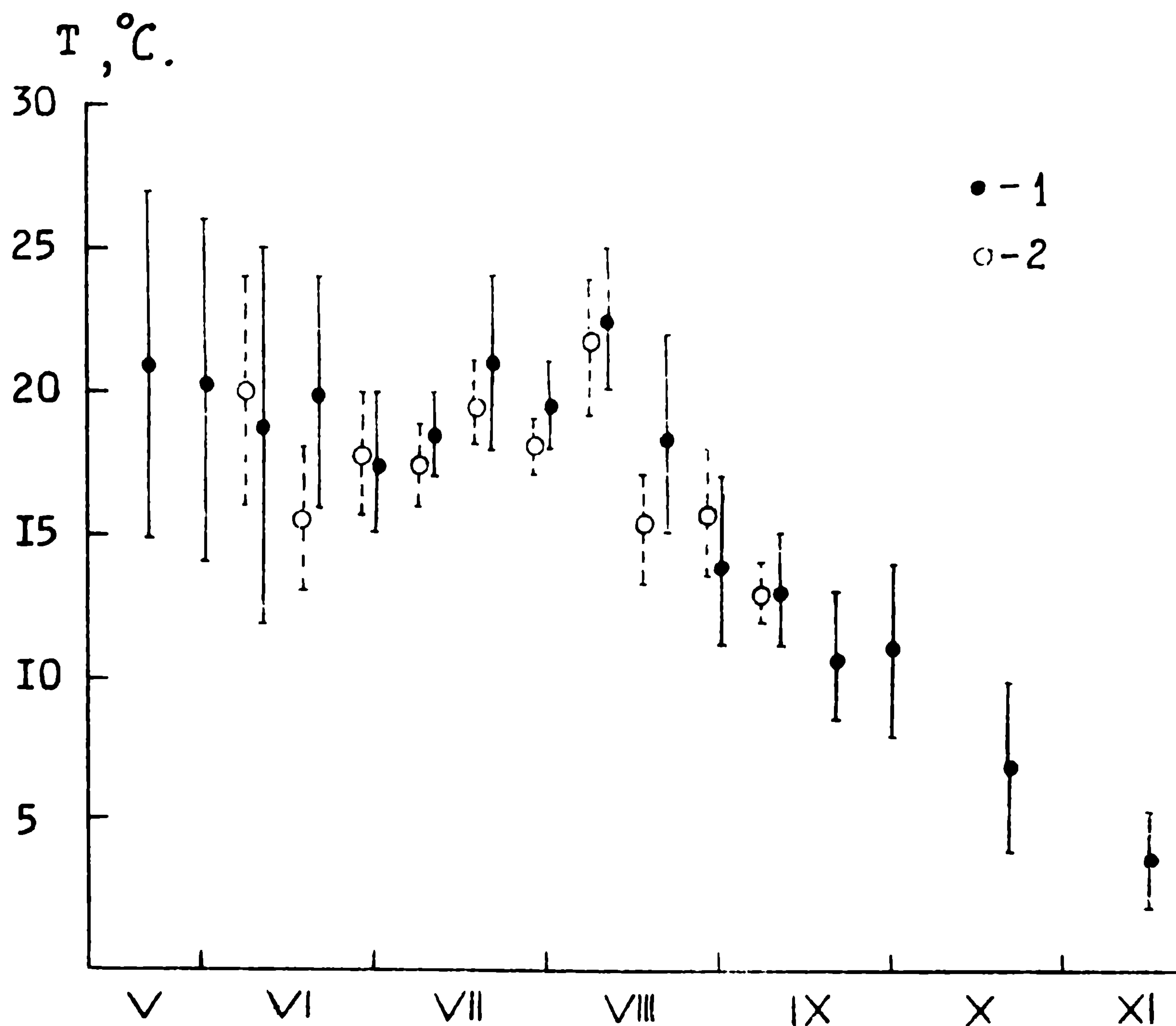


Рис. 2. Температура воды (Т, ° С) на станциях М-110 (*1*) и М-500 (*2*).

осликов определялась методом бихроматного окисления (оксикалорийный коэффициент принят равным 4,0 кал/мг О).

Кривая весового роста *A. aquaticus* была построена по гистограммам размерно-возрастного состава популяции. В соответствии с кривой роста находили значения удельной скорости роста водяных осликов разных возрастов:

$$C_w = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1), \qquad (1)$$

где W_1, W_2 — масса рачков в моменты времени t_1 и t_2, $t_2 - t_1 = 10$ сут Величину C_w относили к средней массе $\overline{W} = (W_2 - W_1) / (\ln W_2 - \ln W_1)$

Рост *A. aquaticus* был выражен уравнением *S*-образной кривой

$$W_t = W_\infty \; (1 - e^{-at})^b, \qquad (2)$$

где W_t - масса тела в момент времени t, W_∞ — теоретически предельная масса, a и b константы (b — показатель степени в уравнении связи массы тела рачков с их длиной) Параметры уравнения W_∞ и a рассчитывались с помощью предложенного А. А. Умновым способа, в основе которого лежит следующая зависимость удельной скорости роста (C_w) от средней массы ($\overline{W}$):

$$C_w = -k + N \cdot \overline{W}^{-1/b} \qquad (3$$

Коэффициенты k и N находили методом наименьших квадратов, далее рассчитывались параметры W_∞ и α, учитывая, что $W_\infty = (N/k)$ $\alpha = k/b$.

Для расчета продукции популяции водяных осликов рачки из количественных проб разбивались на 9 размерных групп таким образом, чтобы средние массы соседних групп различались примерно в 2 раза. Суточная продукция животных каждой i-ой размерной группы определялась из равенства

$$P_i = (dW_i \,/\, dt) \cdot \bar{n}_i, \qquad (4)$$

где $dW_i \,/\, d_t = C_w \bar{W}_i$ — абсолютная скорость роста (г/сут.), $\bar{n}_i$ — средняя численность водяных осликов за промежуток времени между датами отбора количественных проб. Продукция популяции *A. aquaticus* рассчитывалась как сумма суточных продукций всех размерных групп.

Генеративная продукция самок i-ой размерной группы (P_{gi}) определялась как

$$P_{gi} = (\bar{n}_♀ \cdot E \cdot W_{ov}) \,/\, D_{ov}, \qquad (5)$$

где $\bar{n}_♀$ средняя численность яйценосных самок, E — плодовитость самки со средней массой $\bar{W}_i$, D_{ov} — время развития яиц при данной температуре (сутки). Время развития яиц определяли по литературным (Рощин, 1980) и собственным данным. При расчетах генеративной продукции ракообразных за W_{ov} следует принимать массу яйца. Однако для наших целей более важно было знать скорость пополнения биомассы первой размерной группы *A. aquaticus*, поэтому, учитывая, что смертность яиц в выводковых сумках за все время развития была очень незначительной, за W_{ov} принимали массу новорожденного рачка.

Кроме того, были проведены опыты по выращиванию *A. aquaticus* в садках объемом 0,8 л, сделанных из стеклянных цилиндров и затянутых с двух концов крупным газом. В садки помещали водяной мох, растительные остатки и предварительно измеренных рачков. Садки, укрепленные на специальной раме, устанавливались на дне в районе станции М-110; каждые 2 дня газ очищался от обрастаний. Через каждые 10—14 суток осликов доставали из садков и измеряли их длину.

Интенсивность обмена *A. aquaticus* определялась при 20° С методом замкнутых сосудов с помощью электрохимического датчика содержания кислорода. Для расчетов интенсивности обмена при других температурах использовался температурный коэффициент Q_{10}, равный 2,2.

Результаты исследований

По 114 измерениям (рис. 3) было рассчитано уравнение зависимости сырой массы (W, мг) *A. aquaticus* от длины тела (L, мм) в интервале сырых масс от 0,045 мг до 32,0 мг:

$$W = (0{,}0339 \pm 0{,}0098) \cdot L^{2{,}90 \pm 0{,}04} \qquad (6)$$

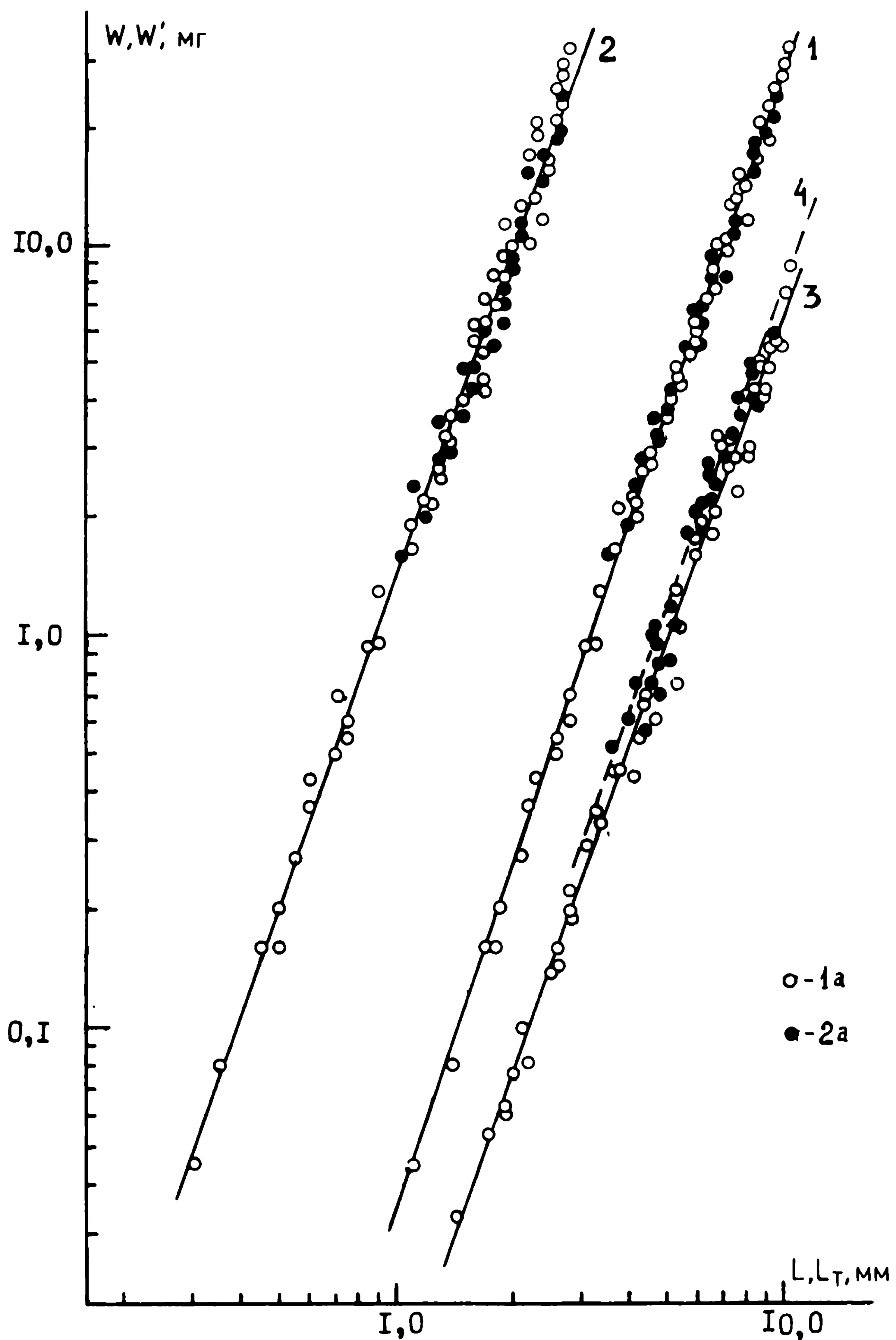


Рис. 3. Зависимость сырой массы *A. aquaticus* (*W*, мг) от длины тела (*L*, мм), (*прямая 1*) и от длины тельсона ($L_т$, мм) (*прямая 2*); зависимость сухой массы (*W'* мг) от длины тела (*L*, мм) (*прямая 3* — летом, *прямая 4* — осенью).

1a — *A. aquaticus*, собранные летом; *2a* — *A. aquaticus*, собранные

Кроме того, было рассчитано уравнение зависимости сырой массы рачков (*W*, мг) от длины их тельсона (L_t, мм) (рис. 3)

$$W = (1{,}37 \pm 0{,}06) L_t^{2{,}79 \pm 0{,}06} \qquad (7)$$

Связь сухой массы (*W'*, мг) и длины тела (*L*, мм) для *A. aquaticus*

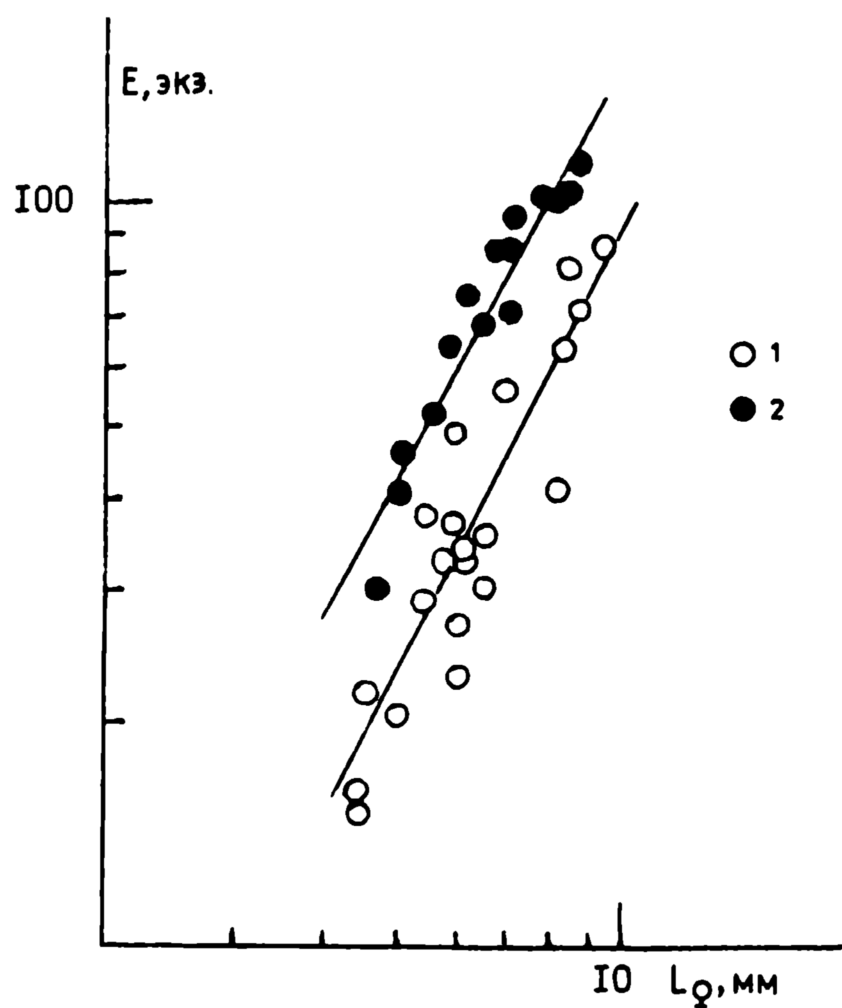


Рис. 4. Зависимость количества яиц (E, экз.) в выводковых сумках самок *A. aquaticus* от длины их тела (L, мм).
1 — самки, собранные на станции М-110; 2 — самки, собранные на станции М-500.

в интервале сырых масс от 0,085 мг до 32,0 мг в летний период описывается уравнением

$$W' = (0{,}0113 \pm 0{,}0070) L^{2{,}74 \pm 0{,}13} \quad (8)$$

Из (8) можно определить, что соотношение сухой и сырой масс рачков летом у особей длиной более 3,5 мм (сырая масса около 1,3 мг) в среднем составляет 0,25, у более мелких — 0,3. К осени содержание сухого вещества в теле *A. aquaticus* повышается, и уравнение зависимости сухой массы рачков (W', мг) от длины тела (L, мм) в это время в интервале сырых масс от 0,95 мг до 23,0 мг имеет вид

$$W' = (0{,}015 \pm 0{,}009) L^{2{,}68 \pm 0{,}13} \quad (9)$$

Содержание золы в сухом веществе *A. aquaticus* изменяется от 20% до 36% и в среднем составляет 28%. Калорийность сухого вещества по данным 20 определений равна 3,36 ккал/г

Зависимость между длиной яйценосных самок ($L_{♀}$, мм) водяных осликов и количеством яиц (E, экз.) в их выводковых сумках на станции М-110 в зарослях камыша может быть описана уравнением (рис. 4)

$$E = (0{,}927 \pm 0{,}376) L_{♀}^{2{,}00 \pm 0{,}22} \quad (10)$$

Как видно из рис. 4, плодовитость самок в зарослях тростника (станция М-500) оказалась в среднем в 2 раза выше:

$$E = (2{,}155 \pm 0{,}675) L_{♀}^{1{,}86 \pm 0{,}17} \quad (11)$$

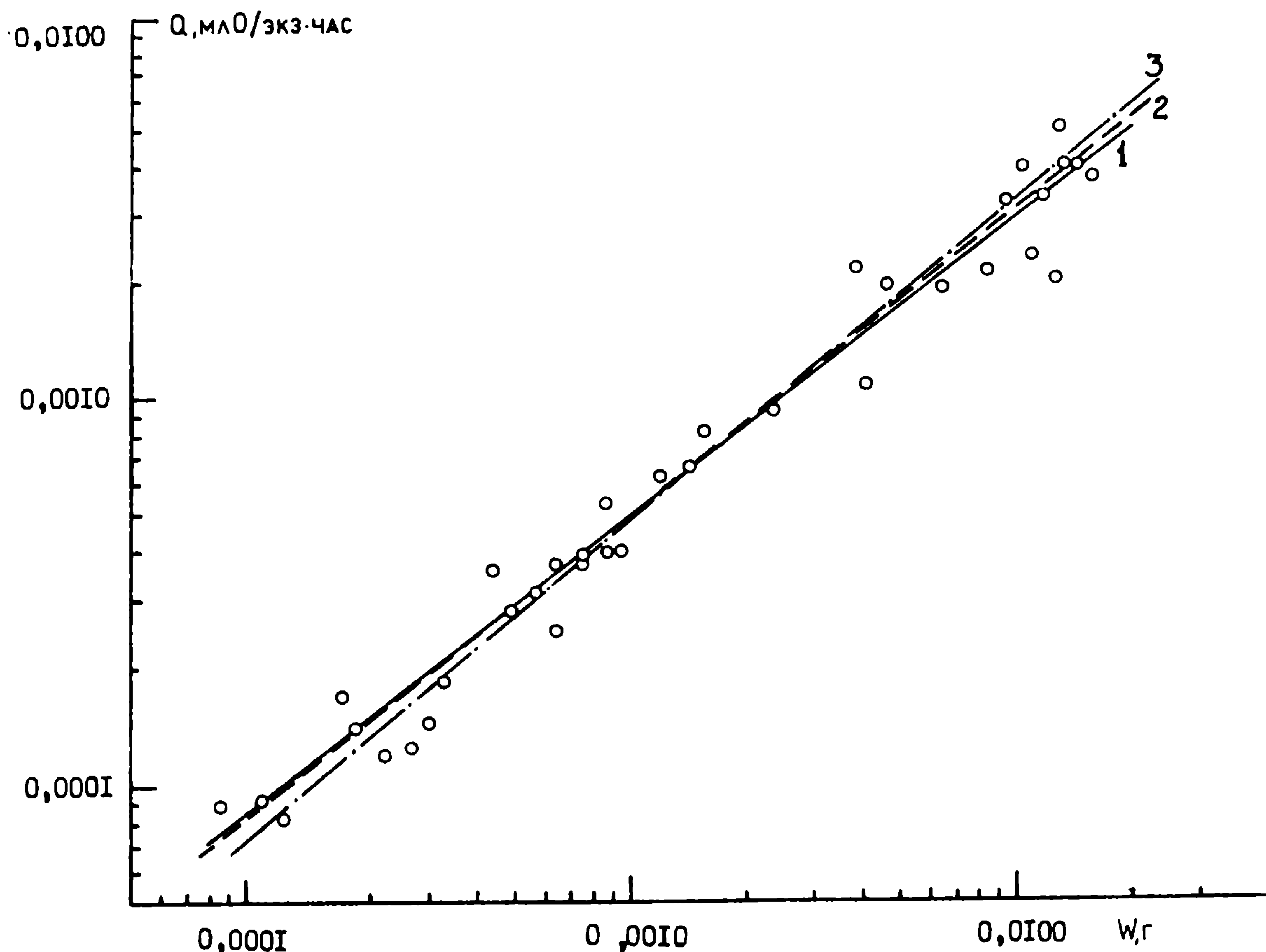


Рис. 5. Зависимость скорости потребления кислорода (Q, мл О/экз ч) *A. aquaticus* от массы тела (W, г).

Зависимость скорости потребления кислорода (Q, мл О/экз·ч) рачками *A. aquaticus* от их сырой массы (W г) по данным 40 измерений (рис. 5, прямая 1) при 20° С выражается уравнением

$$Q=(0{,}096\pm0{,}063)\,W^{0{,}765\pm0{,}032} \qquad (12)$$

Рассчитанное нами уравнение (12) совпало с уравнением аналогичной зависимости для водяных осликов (Edwards, Learner, 1960) и с общим для всех изопод (Сущеня, 1972) (рис. 5, прямая 2, 3).

Молодь *A. aquaticus* в прибрежных зарослях Невской губы появлялась в конце мая (средние размеры 1,1—1,2 мм, сырая масса — 0,05 мг) Рост особей новой генерации можно было проследить на станции М-110 лишь до середины июля 1984 г когда они достигали размеров 5,0 мм (рис. 6). Более крупные особи на этой станции интенсивно выедались личинками стрекоз. Рост водяных осликов в садках проследить не удалось: садки сильно обрастали даже в течение одних суток, водообмен в них был нарушен. Выживаемость осликов в садках за 10—14 суток наблюдений для всех размерных групп составляла почти 100%, однако рачки росли плохо или вообще не росли. Поэтому рост *A. aquaticus* определяли по гистограммам размерно-возрастного состава популяции на станциях М-110 и М-220 в зарослях камыша (рис. 6, 7) На станции М-500 из-за высокой смертности молоди новая генерация *A. aquaticus* практически не образовывала пика численности (рис. 8), и ее рост проследить было невозможно.

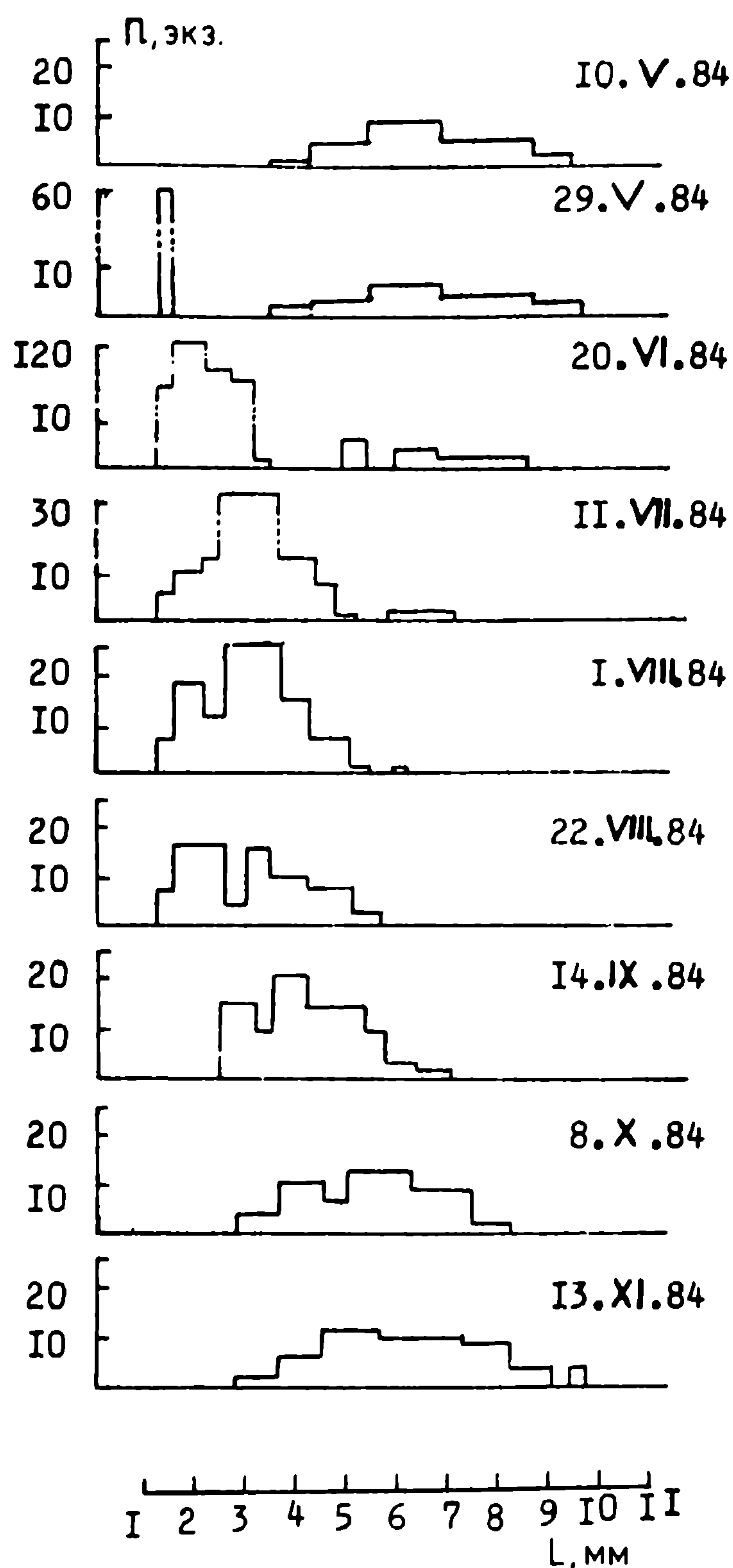


Рис. 6. Гистограммы размерно-возрастного состава популяции *A. aquaticus* на станции М-110 (0,25 м²).

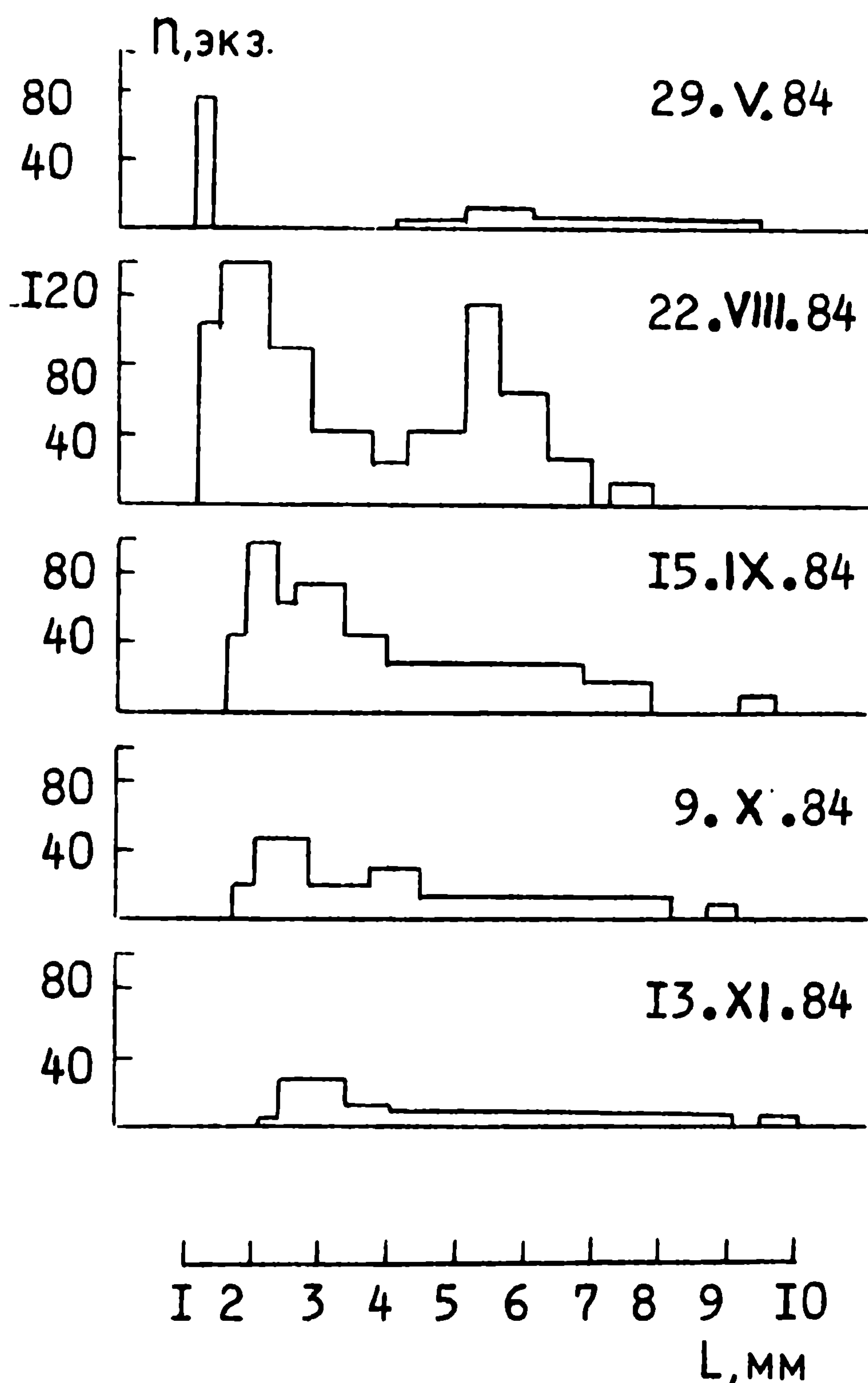


Рис. 7 Гистограммы размерно-возрастного состава популяции *A. aquaticus* на станции М-220 (0,25 м²).

Родившиеся в начале лета водяные ослики (первая генерация) достигали половозрелости через 1,5 месяца (при этом их длина составляла 4,5—5,0 мм, сырая масса — около 3,0 мг) и начинали размножаться. Период размножения продолжался до конца августа. К середине сентября ослики дорастали в среднем до 8,0 мм (сырая масса 14,0 мг), и далее темпы их роста при понижении температуры воды до 10° С—11° С снизились. Рост молоди последней генерации 1984 г., отродившейся в августе, сильно замедлялся еще раньше — при понижении температуры воды в конце августа до 14° С—16° С. К середине ноября водяные ослики первой генерации достигали в длину 9,0 мм (сырая масса 20,0 мг). В это же время на станциях М-110 и М-220 присутствовали в незначительных количествах рачки генераций 1983 г. (размеры 9,5—10,8 мм, сырая масса — 24,0—32,0 мг) Кривая весового роста *A. aquaticus* первой генерации 1984 г. с мая по ноябрь приведена на рис. 9.

Рассчитанные значения удельной скорости роста (C_w) (рис. 10) для рачков первой генерации массой до 14,0 мг (с мая до конца августа) можно выразить в виде

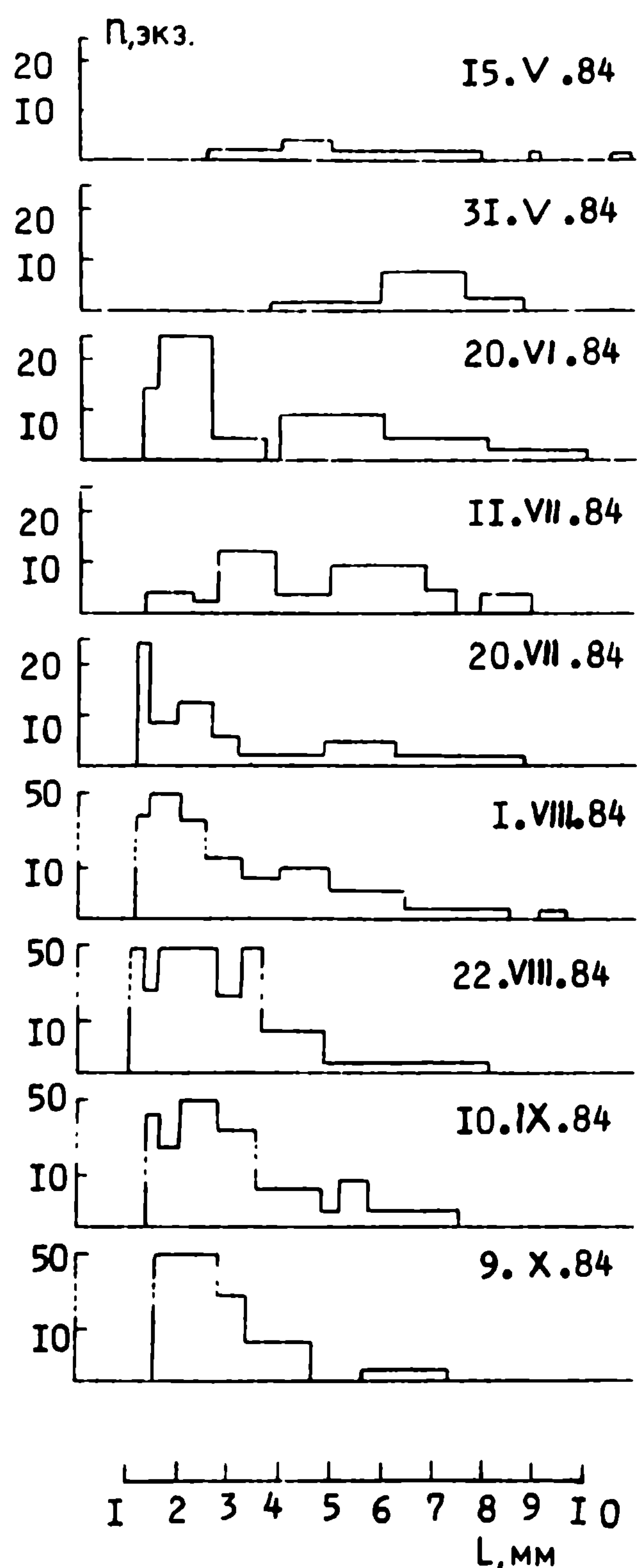


Рис. 8. Гистограммы размерно-возрастного состава популяции *A. aquaticus* на станции М-500 (0,25 м²).

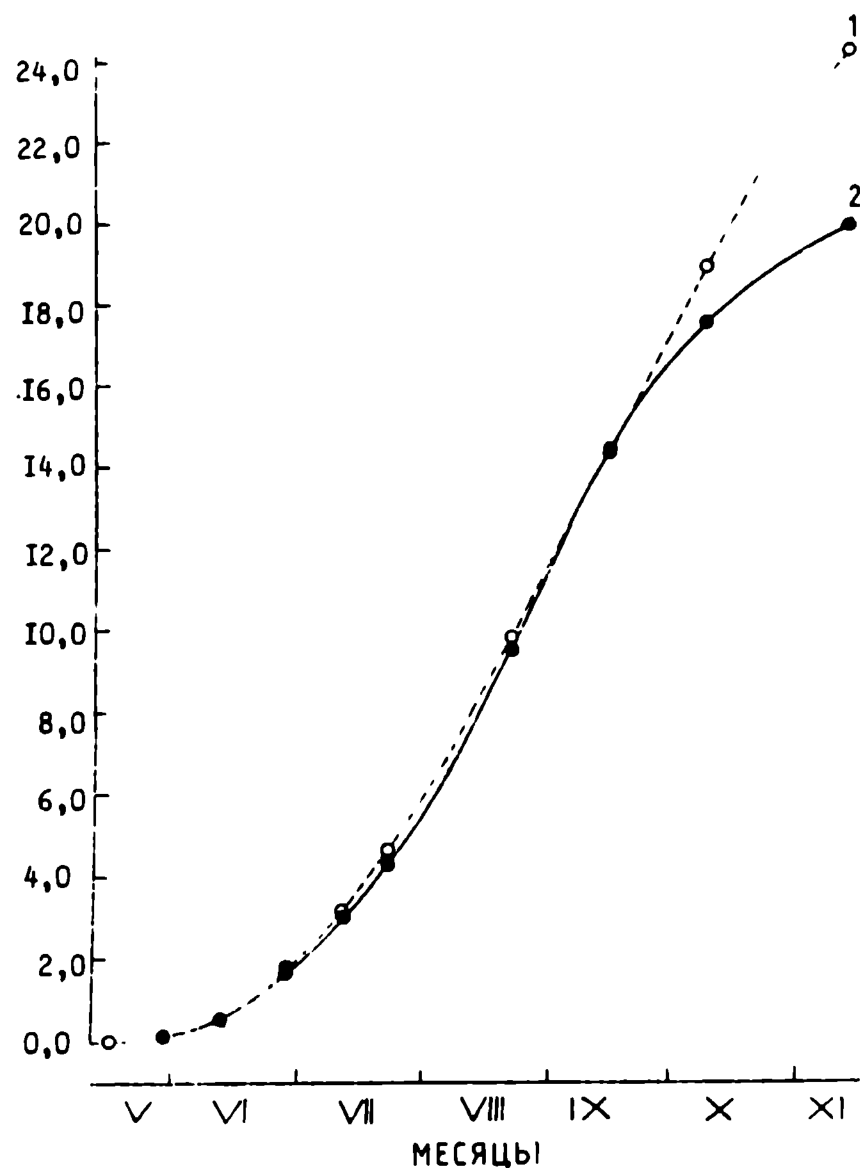


Рис. 9. Кривые весового роста *A. aquaticus* в зарослях камыша.

1 — эмпирическая, *2* — расчетная.

$$C_w = -0{,}0242 + 0{,}0942\bar{w}^{-1/2{,}9} \qquad (13)$$

где: $\bar{w}$ — средняя сырая масса водяных осликов, мг. Из уравнения (13) находим параметр $W_\infty = (0{,}0942/0{,}0242)^{2{,}9} = 51{,}5$ (мг), и $\alpha = 0{,}0242/2{,}9 = 0{,}00835$, и получаем уравнение весового роста водяных осликов с мая до конца августа (при средней температуре 18° С):

$$W_t = 51{,}5(1 - e^{-0{,}00835t})^{2{,}9}, \qquad (14)$$

где: t — время, сутки. Рассчитанная теоретически предельная масса W_∞, равная 51,5 мг, несколько ниже сырой массы тела наиболее крупных водяных осликов из Невской губы (около 56,0 мг). Нужно отметить, что в некоторых других водоемах *A. aquaticus* может достигать сырой массы 81,5 мг (Арабина, Гаврилов, 1967).

Уравнение *S*-образного весового роста достаточно точно описывает рост *A. aquaticus* в природе, на что, в частности, указывает хорошее соотношение между значениями коэффициентов эффектив-

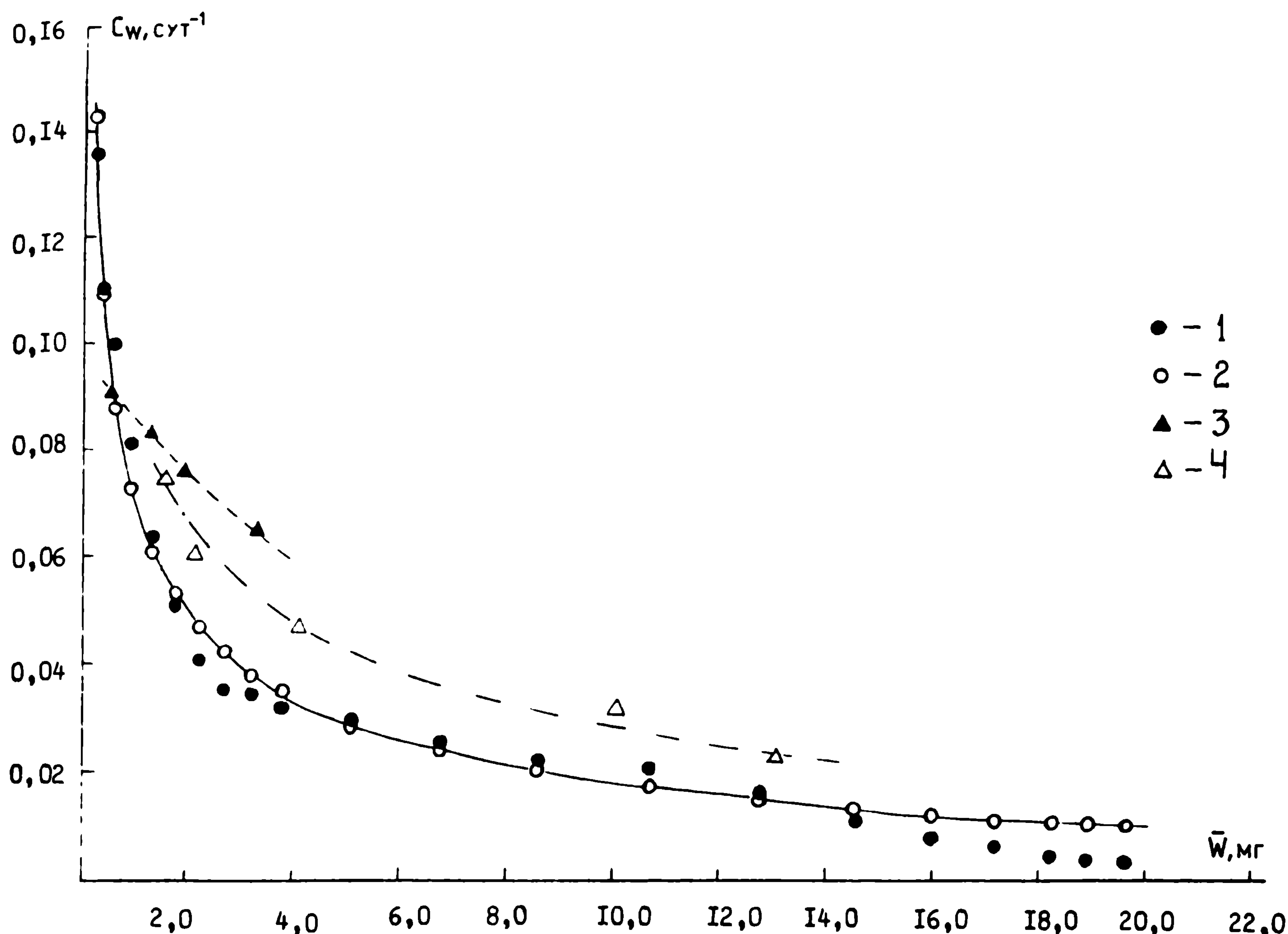


Рис. 10. Зависимость удельной скорости роста (C_w, сутки$^{-1}$) от средней сырой массы ($\bar{W}$ мг)

1 эмпирические значения для *A. aquaticus* из Невской губы, *2* — рассчитанные значения для *A. aquaticus* из Невской губы, *3* — рассчитанные по данным Марфи и Лернера (Murphy, Learner, 1982) для *A. aquaticus* из р. Эли (Англия), *4* — экспериментальные данные Маркуса с соавторами (Marcus et. al., 1978)

ности использования усвоенной пищи на рост (K_2), полученных по эмпирическим данным независимо от рассчитанной кривой роста, и полученных с помощью уравнения (14) (рис. 11).

В конце мая 1984 г. на всех трех станциях в прибрежных зарослях Невской губы доля водяных осликов в общей численности макробеспозвоночных (без учета моллюсков) не превышала 40%, в биомассе — 20% (рис. 12). Численность и биомасса *A. aquaticus* на разных станциях были близки — около 1000 экз./м^2 и 4,0 г/м^2, соответственно (рис. 13), так же, как и продукция (P=0,08 г·м$^{-2}$·сут.$^{-1}$) и $P/\bar{B}$-коэффициенты популяций ($P/\bar{B}$=0,02 сут$^{-1}$) (рис. 14).

Продукция популяции *A. aquaticus* на станции М-110 после массового появления молоди в начале лета возросла с 0,08 г·м$^{-2}$·сут$^{-1}$ в мае до 0,35 г·м$^{-2}$·сут$^{-1}$ к концу июня (рис. 14); величина $P/\bar{B}$-коэффициента в популяции повысилась с 0,02 сут$^{-1}$ до 0,075 сут$^{-1}$ К середине июля продукция рачков резко снизилась и до конца лета не превышала 0,1 г·м$^{-2}$·сут$^{-1}$ Это было связано с тем, что подрастающие водяные ослики активно потреблялись личинками стрекоз, и популяция этих рачков состояла в основном из особей длиной менее 5,0 мм; $P/\bar{B}$-коэффициенты в популяции оставались на высоком уровне — 0,065 сут$^{-1}$ В течение сентября на станции

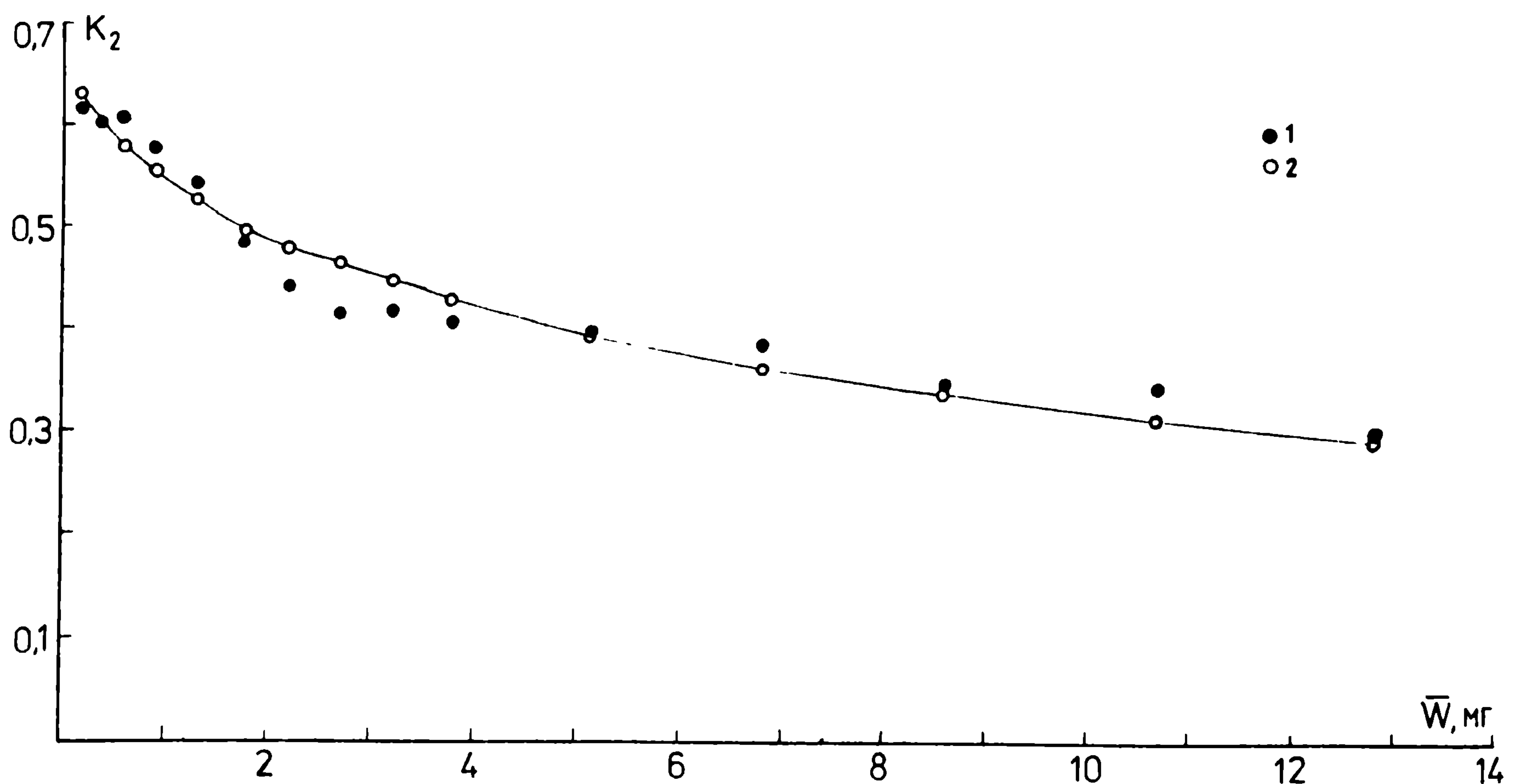


Рис. 11. Зависимость эффективности использования усвоенной пищи на рост (K_2) у *A. aquaticus* от средней сырой массы ($\bar{W}$, кг).

1 — по эмпирическим данным росте, *2* рассчитанная помощью уравнения *S*-образного весового роста

М-110 биомасса популяции *A. aquaticus* возросла в 5 раз, в основном за счет миграции сюда более крупных особей с удаленных от берега местообитаний. Величина $P/\bar{B}$-коэффициента в это время снизилась до 0,015 сут$^{-1}$ Средний за сезон $P/\bar{B}$-коэффициент составлял на этой станции 0,053 сут$^{-1}$ Доля *A. aquaticus* в общей численности макробеспозвоночных в зарослях на станции М-110 в течение периода наблюдений постепенно снижалась с 40% до 10%, биомасса водяных осликов не превышала 25% от общей биомассы (рис. 12). Доминировали по биомассе личинки стрекоз (от 40% до 88%; средняя за сезон биомасса 15 г/м^2).

На станции М-220 при незначительном прессе хищников (биомасса личинок стрекоз не превышала 2,0 г/м^2) продукция и биомасса *A. aquaticus* достигала в августе максимальных для всех изученных зон зарослей значений — 0,9 г·м$^{-2}$·сут$^{-1}$ и 27,0 г/м^2, соответственно (рис. 13, 14). В это время доля водяных осликов в численности и биомассе зарослевой макрофауны превышала 80% (рис. 12). В дальнейшем численность водяных осликов на этой станции из-за их миграции к берегу значительно снижалась. Средний за сезон суточный $P/\bar{B}$-коэффициент на этой станции составлял 0,039 сут$^{-1}$

Продукция популяции *A. aquaticus* на станции М-500 в июне—июле не превышала 0,2 г·м$^{-2}$·сут$^{-1}$, в августе—сентябре — 0,3 г·м$^{-2}$·сут$^{-1}$ Значения $P/\bar{B}$-коэффициентов до середины июля из-за выедания молоди обитающими здесь бокоплавами *Gammarus lacustris* были постоянно около 0,025 сут$^{-1}$ (рис. 14). С середины июля, когда генеративная продукция *A. aquaticus* достигла максимума — 0,032 г·м$^{-2}$·сут$^{-1}$, и превысила в 10 раз генеративную продукцию водяных осликов на станции М-110 в этот период (рис. 15*а*), $P/\bar{B}$-коэффициент популяции на станции М-500 повысился

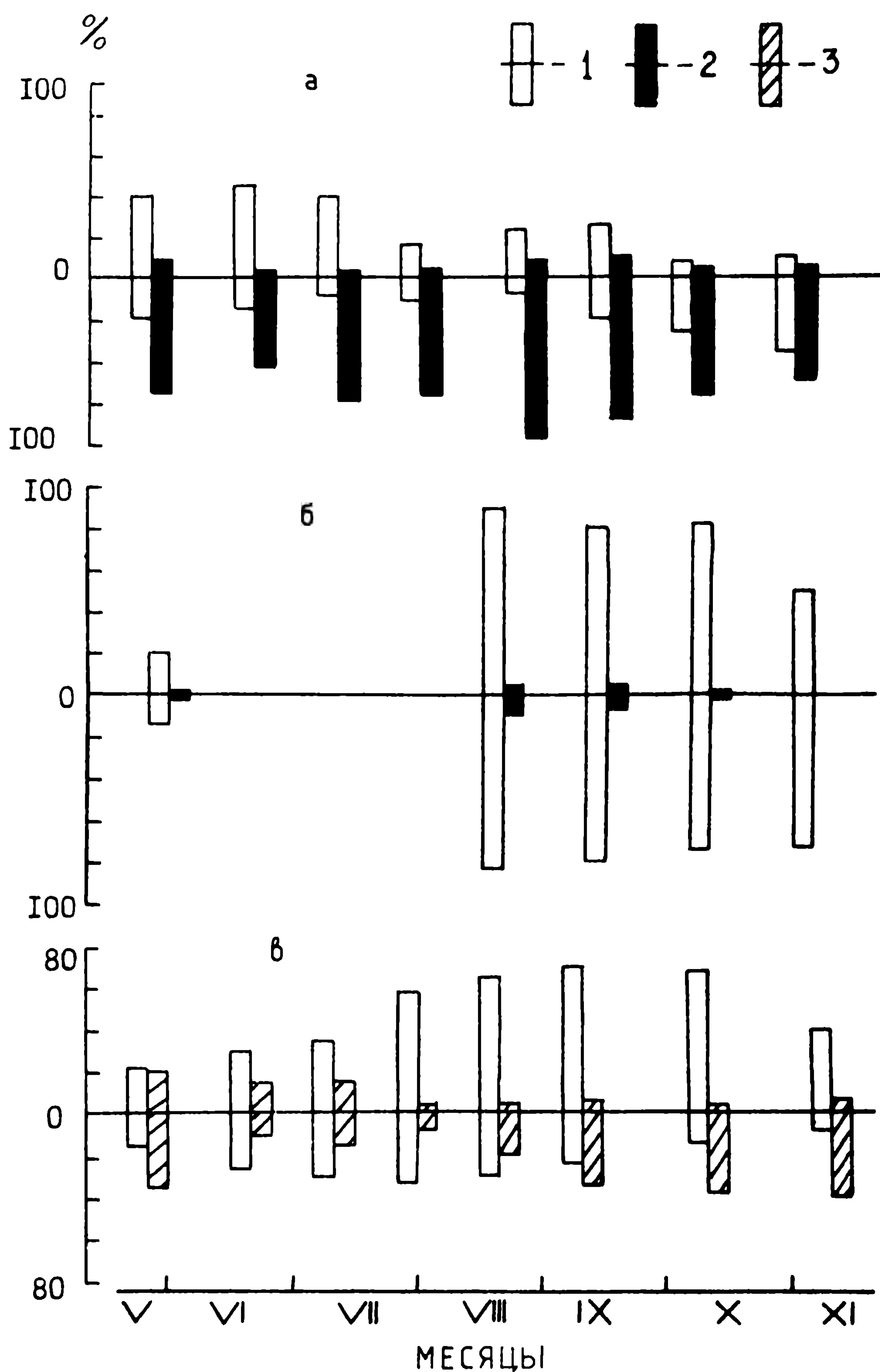


Рис. 12. Доля *A. aquaticus* и его основных хищников в численности (*верхние гистограммы*) и биомассе (*нижние гистограммы*) макробеспозвоночных на станции М-110 (*а*), на станции М-220 (*б*) и на станции М-500 (*в*)

1 — *A. aquaticus*, *2* — *Odonata*, *3* — *Gammarus lacustris*

до 0,05 сут$^{-1}$ В среднем за сезон суточный $P/\bar{B}$-коэффициент популяции *A. aquaticus* на станции М-500 составил 0,033 сут$^{-1}$ Доля водяных осликов в численности зарослевой макрофауны в зоне тростника в течение лета постепенно повышалась, но осенью стала снижаться. С конца июля по мере снижения доли *A. aquaticus* в биомассе макрофауны на станции М-500 с 32% до 8%, доля *G. lacustris* возросла с 7% до 40% (рис. 12).

Генеративная продукция популяций *A. aquaticus* на станциях М-110 и М-500, как и ее доля в суммарной продукции (сомати-

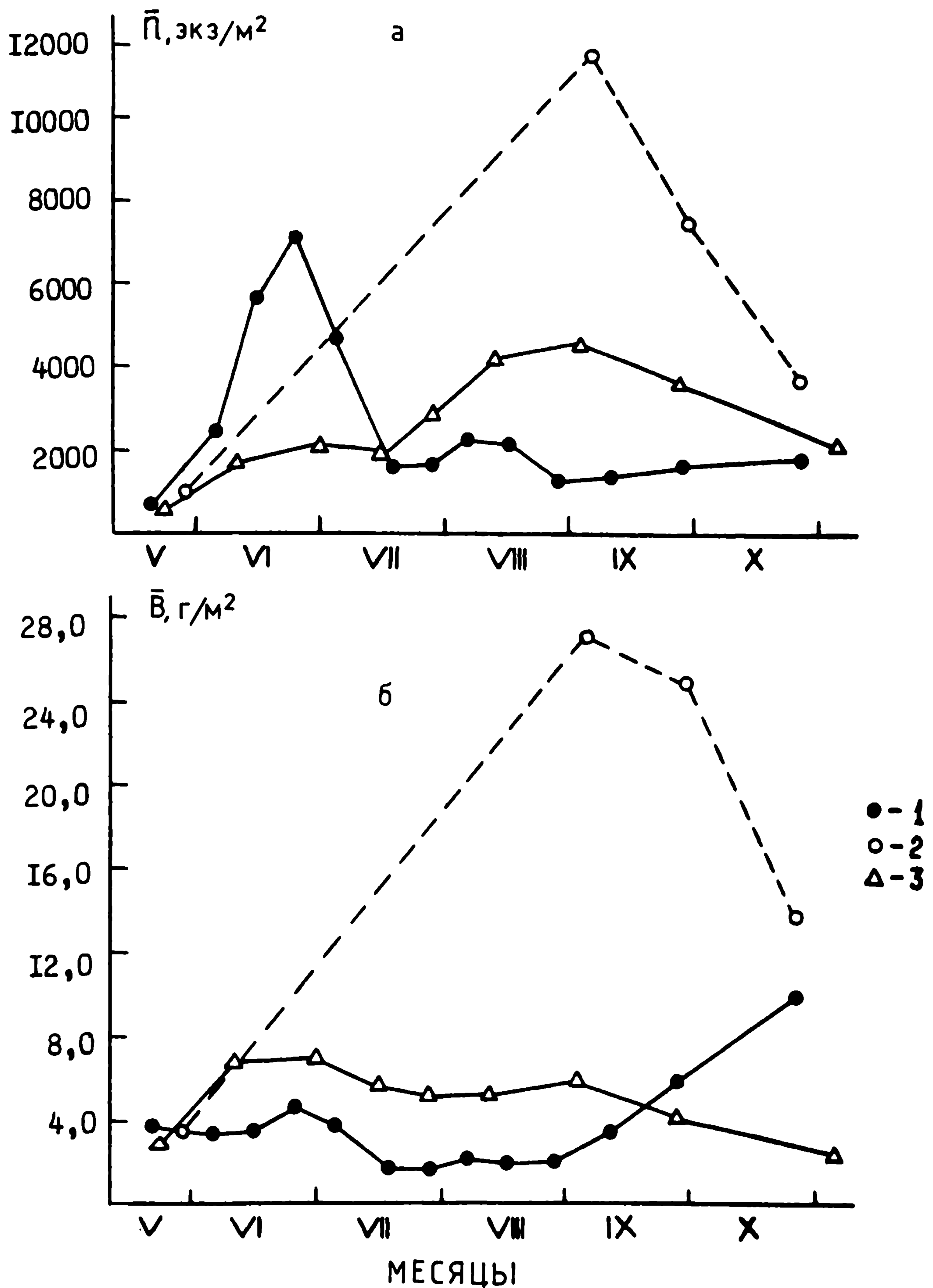


Рис. 13. Средняя численность ($\bar{n}$, экз./м²) (*а*) и средняя биомасса ($\bar{B}$, г/м²) *A. aquaticus* на разных станциях

1 — на станции М-110, *2* — на станции М-220, *3* — на станции М-500

ческая + генеративная), в начале лета были сходны — 0,01 г·м$^{-2}$×сут$^{-1}$ и около 12%, соответственно. По мере выедания личинками стрекоз половозрелых рачков в июне на станции М-110 эти показатели значительно снизились (рис. 15*а* и 15*б*). Постепенно уменьшалась и доля яйценосных самок в общей численности половозрелых рачков на этой станции. В то же время на станции М-500 доля яйценосных самок возросла с 10% в начале июня до 30% к середине июля (рис. 15*в*). Уменьшение доли яйценосных самок на станции

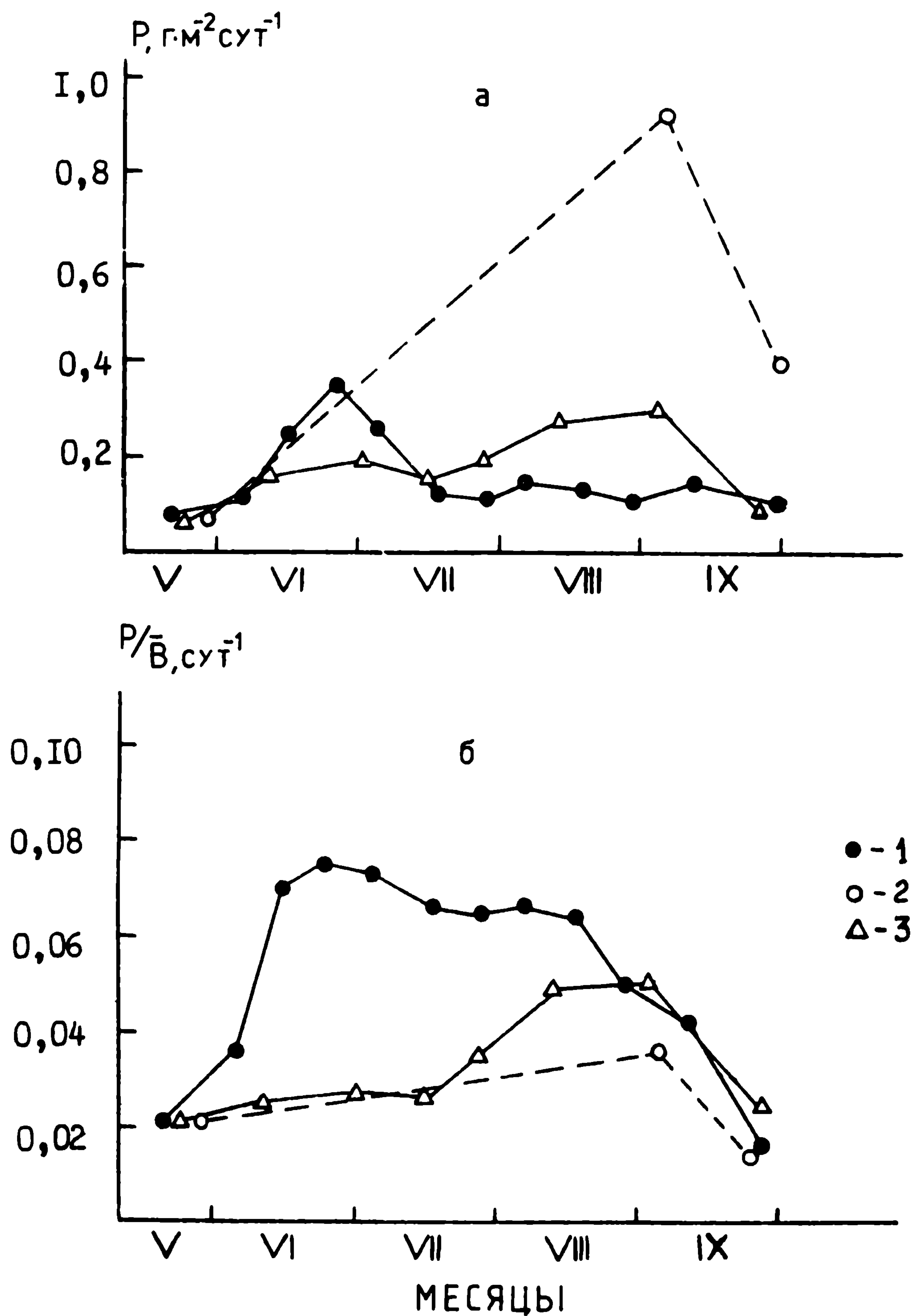


Рис. 14. Соматическая продукция (*P*, г·м$^{-2}$·сут$^{-1}$) (*а*) и *P*/*B̄*-коэффициенты (*P*/*B*, сут$^{-1}$) (*б*) популяций *A. aquaticus* на разных станциях.

1 — на станции М-110, *2* — на станции М-220, *3* — на станции М-500

М-110, начавшееся с начала июня, объясняется более интенсивным выеданием личинками стрекоз половозрелых самцов *A. aquaticus*. По-видимому, это связано с большей двигательной активностью самцов в этот период, которые в результате становятся более доступными для хищников. К концу июня генерация водных осликов прошлого года здесь практически целиком состояла из самок. В среднем в течение лета доля генеративной продукции от суммарной в популяции *A. aquaticus* на станции М-110 не превышала 3%; на станции М-500 к середине лета доля генеративной продукции достигала 20%.

На рис. 16 показана сезонная динамика с мая по сентябрь 1984 г K_2-коэффициентов в популяциях *A. aquaticus* на станциях М-110 и

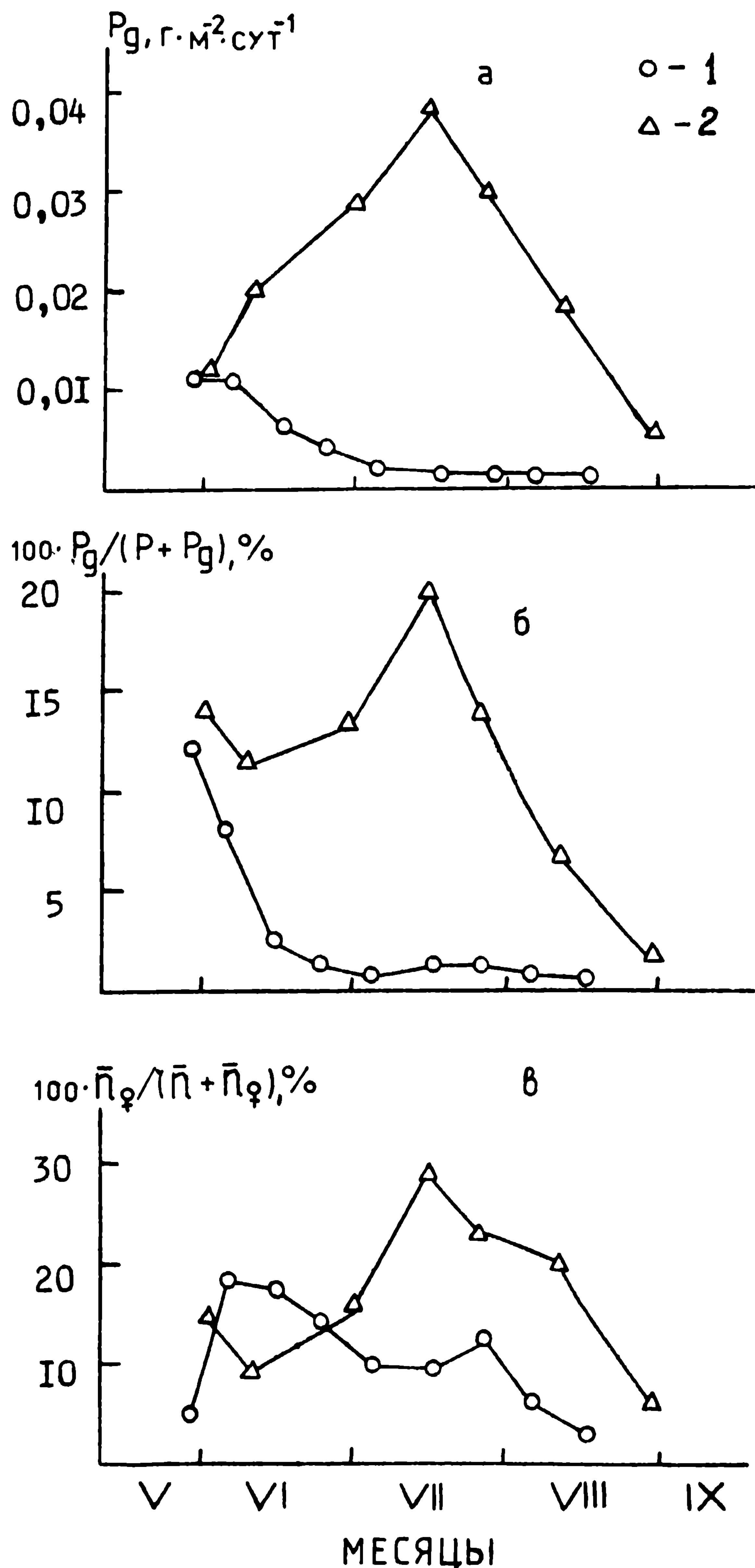


Рис. 5. Генеративная продукция *A. aquaticus* (P_g, г·м$^{-2}$·сут$^{-1}$) (*а*), доля генеративной продукции в суммарной продукции ($100 \cdot P_g/(P+P_g)$, %) (*б*) и доля яйценосных самок в общей численности половозрелых особей ($100\, n_{♀}/(n+n_{♀})$, %) (*в*).

1 — на станции М-110, *2* — на станции М-500.

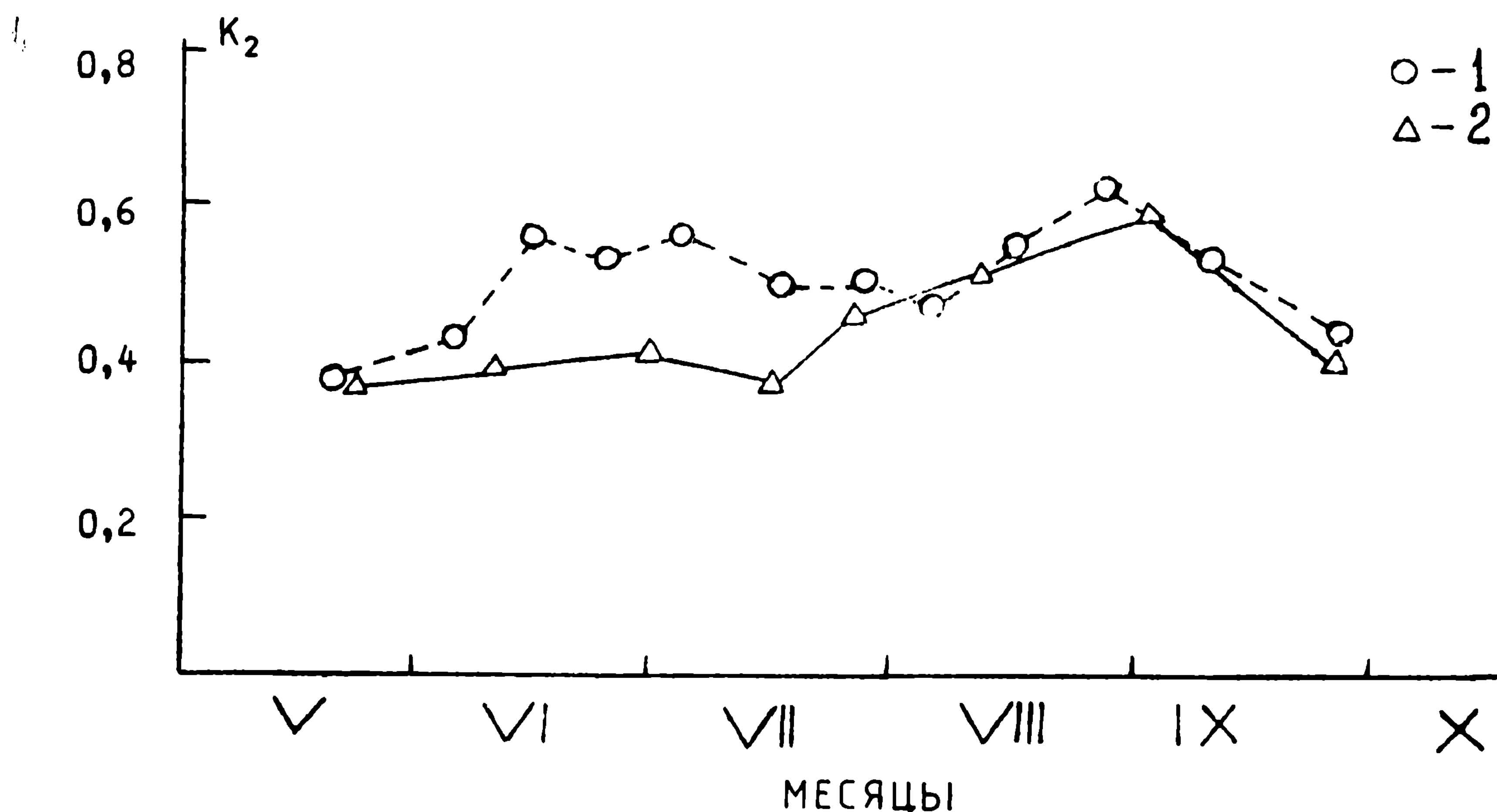


Рис. 16. Сезонная динамика K_2-коэффициентов в популяциях *A. aquaticus*.
1 — на станции М-110, *2* — на станции М-500.

М-500. Как видно, максимальные значения K_2 были отмечены в конце августа (0,63). Среднее за сезон значение K_2 в популяции водяных осликов на станции М-110 — 0,5, на станции М-500 — 0,44.

Обсуждение результатов исследований

Параметры уравнения (6), связывающего сырую массу *A. aquaticus* с длиной тела, практически совпали с параметрами аналогичного уравнения для водяных осликов, приведенного Прусом (Prus, 1972):

$$W = 0{,}036 L^{2{,}9} \qquad (15)$$

Н. Н. Хмелева (1973) отмечала, что показатель степени в аналогичных зависимостях для других изопод близок к 3,0. Н. Н. Хмелева указывает на водяных осликов как исключение, ссылаясь на приведенное для них И. П. Арабиной (1967) уравнение:

$$W = 0{,}133 L^{2{,}4} \qquad (16)$$

Различия между уравнениями (6) и (16) могут быть связаны с тем, что несмотря на значительное число измерений, сделанных И. П. Арабиной (более 2000), диапазон масс измеренных рачков составлял всего два порядка (от 1,0 мг до 81,5 мг), поэтому и были получены необычно низкая величина показателя степени и высокий коэффициент пропорциональности в уравнении (16). Рассчитанное нами уравнение (6) более точно отражает изученную зависимость.

По данным Пруса (Prus, 1977) *A. aquaticus* отличаются высокой зольностью (20% от сухого вещества) и низкой калорийностью

(измерена в калориметрической бомбе — 3,58 ккал/$г_{сух. в-ва}$). У водяных осликов из Невской губы содержание золы в сухом веществе оказалось еще выше — 28%, а калорийность составила 3,36 ккал/$г_{сух. в-ва}$. Калорийность органического вещества у водяных осликов из озера в Польше и из Невской губы примерно одинакова — около 4,6 ккал/$г_{сух. в-ва}$. Низкая калорийность сухого вещества *A. aquaticus* связана с высоким содержанием золы и довольно низкой калорийностью органического вещества в теле рачков.

Отмеченную нами повышенную плодовитость *A. aquaticus* в зарослях тростника (станция М-500) по сравнению с их плодовитостью в зарослях камыша (станция М-110) можно, вероятно, объяснить высокой кормовой ценностью потребляемых рачками обрастаний на станции М-500, которые в летний период здесь хорошо развиты. Надо заметить, что увеличение плодовитости и скорости роста *A. racovitzai* было отмечено также в более эвтрофированной части одного из озер Канады (Swiss et al., 1976). Возможно, что в зарослях тростника в Невской губе, кроме повышенной плодовитости, водяным осликам свойственна и более высокая скорость роста, чем в зарослях камыша, находящихся ближе к берегу. Косвенно это может подтверждаться результатами изучения Маркусом с соавторами (Marcus et al., 1978) связи скорости роста *A. aquaticus* с качеством потребляемой пищи в лабораторных условиях. Наибольшие значения удельной скорости роста водяных осликов ими были получены при кормлении рачков свежей элодеей. Полученная нами величина удельной скорости роста (C_w) *A. aquaticus* в зарослях камыша (при средней температуре 18° С) оказалась несколько ниже C_w водяных осликов, полученной в лаборатории (при температуре 15° С) (рис. 10).

Еще более высокие, чем у лабораторной популяции *A. aquaticus*, темпы роста отмечены у особей первой генерации водяных осликов из загрязняемой органическими веществами р. Эли в Англии Марфи и Лернером (Murphy, Learner, 1982). В этой реке C_w для водяных осликов массой 3,0 мг в июне 1978 г. при температуре воды в реке 16° С была равна 0,065 $сут^{-1}$, что в 2 раза выше, чем C_w *A. aquaticus* с такой же массой в зарослях камыша Невской губы. Различия в удельных скоростях роста у более мелких рачков в р. Эли и Невской губе не так значительны (рис. 10), так как рост молоди с массой до 1,0 мг первой генерации водяных осликов в реке был замедлен низкими температурами.

Указывая на тесную связь скорости роста молоди *A. aquaticus* в р. Эли с температурой воды, Марфи и Лернер отмечали, что при этом скорость роста половозрелых рачков в интервале температур от 10° С до 16° С мало от нее зависела. Сходные результаты были получены нами для *A. aquaticus* Невской губы: скорость роста рачков с массой более 10,0 мг заметно снижалась лишь осенью при температуре воды 10° С—11° С. В то же время скорость роста молоди (масса менее 1,0 мг) существенно замедлялась уже в августе при снижении температуры воды от 20° С до 16° С.

Сильная зависимость скорости роста от температуры на ранних

Соматическая продукция (P, г/м^2), средняя биомасса (B, г/м^2) и P/B-коэффициенты *A. aquaticus* за период в разных водоемах

P, г/м^2	B г/м^2	P/B	Период мес	Водоем	Автор
16,70	8,52	1,92	12	оз. Пайеп, Швеция	Andersson (1969)
31,60	15,60	2,03	12	Оз. Эркен, Швеция	Andersson (1969)
12,43	4,92	2,50	3	оз. Шогоярви, СССР	Шпак (1976)
19,30	3,06	6,30	4	Невская губа, ст. М-110	Собственные данные
89,00	19,00	4,70	4	Невская губа, ст. М-220	Собственные данные
20,60	5,28	3,90	4	Невская губа, ст. М-500	Собственные данные
3,76	0,80	4,70	12	Водохр. в Англии	Potter, Learner (1974)
14,14	3,56	3,96	12	оз. Вистов, Англия	Adcock (1979)
195,70	33,00	5,93	12	р. Эли, Англия	Murphy, Learner (1982)

стадиях развития отмечена и у растительноядной амфиподы *Gammarus pulex* в лабораторных условиях (Sutcliffe et al., 1981). Удельная скорость роста у этих рачков с массой 6,0—9,0 мг при снижении температуры воды от 20° С до 12° С оставалась практически на одном уровне — 0,025 сут $^{-1}$; у молоди с массой тела 0,5—1,0 мг в этом же диапазоне температур она снижалась с 0,066 сут $^{-1}$ до 0,049 сут $^{-1}$ (Q_{10} равно 1,5). Такое явление может быть объяснено тем, что при снижении температуры скорость потребления пищи и ассимиляции снижаются у крупных особей менее резко, чем у молодых (Nilsson, 1974).

По мере снижения температуры воды в прибрежной части Невской губы и при неизменности темпов роста водяных осликов повышается эффективность использования усвоенной пищи на рост в популяциях *A. aquaticus* в конце августа и начале сентября 1984 г. Увеличение K_2 осенью было отмечено также в популяции *G. lacustris* в оз. Ляцкие (БССР) (Семенченко, Сарвиро, 1975). Это явление авторы объясняют относительным высоким снижением скорости потребления кислорода рачками в зависимости от температуры по сравнению с темпом их роста.

Суммарные величины продукции, средней биомассы и $P/\overline{B}$-коэффициенты популяций *A. aquaticus* среди зарослей Невской губы за 4 месяца наблюдений, а также данные других авторов приведены в таблице, где видно, что в прибрежных зарослях Невской губы при незначительном прессе хищников (станция М-220) суммарная за сезон продукция *A. aquaticus* довольно высока — 89,0 г/м^2 Это значительно выше величин продукции для популяций этих животных в большинстве других водоемов. Еще более высокая величина продукции (195,7 г/м^2 за год) получена Марфи и Лернером для популяции *A. aquaticus* из р. Эли в Англии.

Выводы

1. В результате проведенных в 1984 г. на Невской губе исследований в популяции *A. aquaticus* определены размерно-весовые соотношения, плодовитость, зольность, калорийность и скорость потребления кислорода. Рассчитаны уравнение весового роста

A. aquaticus в зарослях камыша, соматическая продукция и $P/\bar{B}$-коэффициенты популяций на трех постоянных станциях. Генеративная продукция летом на станции М-110 в зоне камыша составляла в среднем не более 3% от суммарной (соматическая + + генеративная) продукция водяных осликов, на станции М-500 в зоне тростника — до 20%.

2. Для популяции *A. aquaticus* в зарослях Невской губы характерна высокая эффективность использования усвоенной пищи на рост (K_2-коэффициент около 0,5). Минимальные значения K_2 популяций наблюдались в мае — 0,37, максимальные в конце августа — 0,63.

3. Пресс беспозвоночных хищников существенно сказывается на продукционных показателях популяций *A. aquaticus*. Так, в зарослях камыша на станции М-110 из-за выедания водяных осликов личинками стрекоз суммарная соматическая продукция за сезон составила 19,3 г/м^2 ($P/\bar{B}$-коэффициент равен 6,3), а на станции М-220, где личинки стрекоз встречались редко — 89,0 г/м^2 ($P/\bar{B}$-коэффициент равен 4,7). Несмотря на гораздо более высокую генаративную продукцию, в результате выедания молоди водяных осликов бокоплавами суммарная соматическая продукция *A. aquaticus* в зарослях тростника (станция М-500) за сезон составила 20,6 г/м^2 ($P/\bar{B}$-коэффициент равен 3,9).

ЛИТЕРАТУРА

Арабина И. П., Гаврилов С. И. Соотношение веса и линейных размеров у некоторых представителей пресноводного бентоса.— Гидробиол. журн., 1967, т. 3, № 2, с. 71—73.

Желтенкова М. В. Размножение и рост водяного ослика (*Asellus aquaticus* L).— Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1952, т. 4, с. 131—150.

Леванидов В. Я. Значение аллохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.).— Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1949, т. 1, с. 100—117.

Рощин В. Е. Эколого-энергетическая характеристика эмбрионального развития некоторых видов ракообразных. Автореф. канд. дис. Минск, 1980, 24 с.

Семенченко В. П., Сарвиро В. С. Эффективность использования пищи на рост у *Gammarus lacustris* Sars в оз. Ляцкие.— В кн.: Основы биопродуктивности внутр. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975, с. 94.

Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972, 196 с.

Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных. Киев, 1973, 182 с.

Шпак А. Д. Размножение и продукция водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.) оз. Шогоярви.— Гидробиол. журн. 1976, т. 12, № 1, с. 104—105.

Adcock J. A. Energetics of a population of the isopod *Asellus aquaticus*: Life history and production.— Freshwater Biol. 1979, vol. 9, N 4, p. 343—355.

Andersson E. Life cycle and growth of *Asellus aquaticus* L.— Rep. Inst. Fresh. Res. Drottningholm, 1969, vol. 49, p. 5—26.

Berglund T The influence of predation by brown trout on *Asellus* in a pond.— Rep. Inst. Fresh. Res. Drottningholm, 1968, vol. 48, p. 77—101.

Cockrell B. J Effects of temperature and oxygenation on predator-prey overlap and prey choice of *Notonecta glauca*.— J. Anim. Ecol., 1984, vol. 53, N 2, p. 519—532.

Edwards R. W and *Learner M. A.* Some factors affecting the oxygen consuption of *Asellus*.— J. Exp. Biol., 1960, 37, N 4, p. 706—718.

Marcus J. H. Sutcliffe D. W. and *Willoughby L. G.* Feeding and growth of *Asellus aquaticus* (Isopoda) on food items from the littoral of Windermere, including green leaves of *Elodea canadensis*.— Freshwater Biol., 1978, vol. 8, p. 505—519.

Murphy P. M., Learner M. A. The life history and production of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) in the River Ely, Sowth Wales.— Freshwater Biol., 1982, vol. 12, N 5, p. 435—444.

Nilsson L. M. Energy budget of a laboratory population of *Gammarus pulex* (Amphipoda).— Oikos, 1974, vol. 25, p. 35—42.

Ocland K. A. Life history and growth of *Asellus aquaticus* L. in relation to environment in a eutrophic lake in Norway.— Hydrobiologia, 1978, vol. 59, N 3, p. 243—259.

Potter D. W B., Learner M. A. A study of the bentic macroinvertebrates of a shallow eutrophic reservoir in South Wales with emphasis on the Chironomidae (Diptera): their life history and production.— Arch. Hydrobiol., 1974, vol. 74, p. 186—226.

Prus T. Energy requirment, expenditure and transformation efficiency during development of *Asellus aquaticus* L. (Crustacea, Isopoda).— Pol. arch. Hydrobiol., 1972, vol. 19, N 1, p. 97—112.

Prus T Experimental and field studies on ecological energetics of *Asellus aquaticus* L. (Isopoda). III. Population dynamics on the background of macrobentos occurence in the littoral zone of Powsinskie Lake.— Ecol. pol., 1977, vol. 25, N 1, p. 59—74.

Sutcliffe D. W., Carrick T R. and *Willoughby L. G.* Effects of diet, body size and temperature on growth rates in the amphipod *Gammarus pulex*.— Freshwater Biol., 1981, vol. 11, N 2, p. 183—214.

Swiss J. J. and *Johnson M. G.* Energy dynamics of two bentic crustaceans in relation to diet.— J. of Fish. Res. Board of Can., vol. 33, N 11, p. 2544—2550.

V. E. Panov

GROWTH AND PRODUCTION OF *ASELLUS AQUATICUS* (*L.*) (ISOPODA) IN THE LITTORAL VEGETATION OF NEVA INLET OF THE GULF OF FINLAND

The quantitative samples of invertebrates were collected during the period from May to November 1984 in the littoral vegetation of Neva inlet. The size-weight relations, fecundity, ash contents, caloric value and oxygen consumption of *Asellus aquaticus* have been estimated. The equation of weight growth, somatic and generative production and *P/B* coefficient are calculated for the population of *A. aquaticus*. The influence of invertebrate predators on the production characteristics of the population is discussed. The values obtained are compared to those for *A. aquaticus* from other waters.

Заказ 2041

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

Е. А. Курашов

О СООТНОШЕНИИ БИОМАСС МЕЙО- И МАКРОБЕНТОСА И ДОЛЕ МЕЙОБЕНТОСА В ОБЩЕЙ БИОМАССЕ ЗООБЕНТОСА В ОЗЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ

Мейобентос внутренних водоемов стал широко изучаться сравнительно недавно (60-е годы), хотя „пионерские" работы начали появляться раньше (Щербаков, 1955; Уломский, 1957; Moore, 1939; Cole, 1953; 1955). Из-за сложности изучения этого объекта до настоящего времени продолжают разрабатываться и применяться методические приемы, отличные от приемов изучения макробентоса. До сих пор многие аспекты изучения экологии мейобентоса, как справедливо отмечает K. N. Mann (1980), находятся в состоянии „infancy" Это привело (и приводит) к некоторой разорванности в изучении мейо- и макробентоса. При многих гидробиологических исследованиях изучается только макробентос, мейобентос же не попадает в поле зрения исследователей. Однако логика развития современной гидробиологии требует интегративного подхода в изучении зообентоса водоемов. Это тем более актуально, поскольку благодаря трудам многих исследователей показано, что популяции мейобентических животных играют существенную роль в процессах, протекающих в донных биоценозах, а продукция и биомасса иногда превышают эти показатели для макробентоса (Михайлов, 1969; Бабицкий, 1980; Скворцов, 1984а; Anderson, De Henau, 1980; Holopainen, Paasivirta, 1977). Часто при гидробиологических и, особенно, рыбохозяйственных исследованиях в силу определенных трудностей количественная оценка развития мейобентоса в озерах бывает невозможна. В связи с этим, учитывая доказанную уже значимость мейобентоса в озерных экосистемах, возникает задача оценки количественного развития мейобентоса при известных уровнях развития макробентоса. Кроме того, остается не до конца выяснен вопрос о тенденциях изменения количественных характеристик мейобентоса и его относительного значения при увеличении общей продуктивности бентических сообществ, мерой которой может служить биомасса макробентоса, а также вопрос о механизмах, приводящих к таким изменениям.

Для выяснения вопроса о том, как изменяется биомасса мейобентоса и значимость мейобентоса в общей биомассе зообентоса при увеличении биомассы макробентоса был проведен синхронный отбор

проб мейо- и макробентоса по всей акватории Ладожского озера* а также проанализированы имеющиеся в литературе сведения по соотношению биомасс мейо- и макробентоса для 48 озер мира (Щербаков, 1967; Михайлов, 1969; 1973; Чиркова, Мордухай-Болтовской, 1971; Окунева, 1976; Бабицкий, 1980; Петухов, 1983; Макарцева, Беляков, Курашов, 1983; Скворцов, 1984а; Stanczykowska, 1967; Holopainen, Paasivirta, 1977; Paasivirta, Sarkka, 1978; Anderson, De Henau, 1980).

В результате впервые была получена характеристика мейобентоса Ладожского озера и выделены 5 пространственных зон различного количественного развития мейобентоса [Курашов, Меншуткина, 1985) (рис. 1). Для определения значимости мейобентоса в бентосных сообществах Ладожского озера при том или ином уровне развития макробентоса вся совокупность значений величин биомассы макробентоса была разбита на классы в соответствии с принципом геометрической прогрессии с коэффициентом 2. В каждом классе значений биомассы макробентоса были вычислены средние значения биомассы мейобентоса, соотношения биомасс мейо- и макробентоса и относительной значимости мейобентоса в общей биомассе зообентоса (табл. 1). Аналогичные операции были проведены с данными по 48 озерам мира (табл. 2). С ростом биомассы макробентоса прослеживается соответствующий рост средних показателей биомассы мейобентоса как для Ладожского озера, так и для обобщенного ряда из 48 озер мира. Однако следует отметить, что при этом наблюдается снижение относительной значимости биомассы мейобентоса в общей биомассе зообентоса (табл. 1, 2). Так при уровне развития макробентоса не более, чем 0,5 г/м^2 биомасса мейобентоса в среднем в 2 раза превышает биомассу макробентоса, составляя около 60% общей биомассы бентоса, а при уровне биомассы макробентоса более чем 8 г/м^2 биомасса мейобентоса в среднем составляет не более 8—15% от биомассы макробентоса и 8—12% от общей биомассы зообентоса.

В случае Ладожского озера при значениях биомассы макробентоса 4—8 г/м^2 средняя биомасса мейобентоса составила 0,34 г/м^2, а относительная значимость в бентосе около 6%, что значительно ниже, чем при уровне биомассы макробентоса 2—4 г/м^2 и даже 1—2 г/м^2 Распределение зон относительной значимости мейобентоса в Ладожском озере показано на рис. 2. Зона наименьшей значимости в северной части Ладожского озера совпадает с зоной максимальных глубин. Мейобентос здесь в основном представлен нематодами, биомасса которых низка. Вторая же зона наименьшей значимости мейобентоса располагается в районе с довольно высокими биомассами мейобентоса (рис. 1). Здесь преобладают глубины 20—60 м. Это как раз те глубины, где биомасса макробентоса в среднем находится в пределах 3—8 г/м^2 Но оказывается, что при значениях биомассы макробентоса равной 3,5—8 г/м^2 на глубинах 20—60 м доля амфипод в биомассе макробентоса составляет в

* Автор выражает глубокую благодарность Т. Д. Слепухиной и М. В. Меншуткиной за предоставленные для анализа данные по макробентосу Ладожского озера.

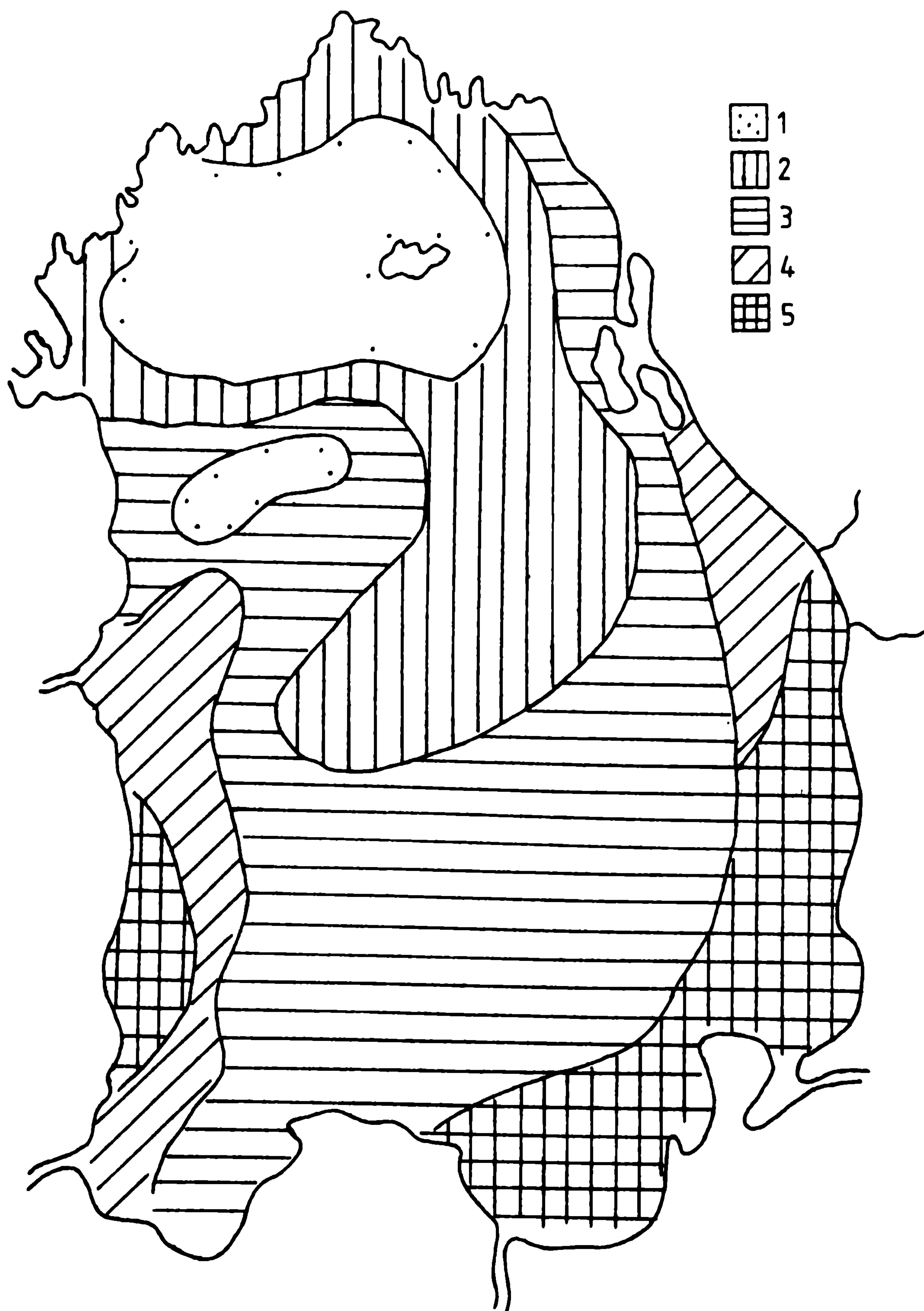


Рис. 1. Зоны распределения биомассы мейобентоса в Ладожском озере.

1 150 мг/м^2, 2 150 300 мг/м^2, 3 300 600 мг/м^2, 4 600 1200 мг/м^2, 5 – более 1200 мг/м^2

среднем 80±7% (рис. 3). Из амфипод здесь преобладает *Pontoporeia affinis* Lindst., доля остальных видов (*Pallasea quadrispinosa* Sars и *Gammarus lacustris* Sars) составляет незначительную часть в биомассе амфипод (Слепухина, Алексеева, 1982). Таким образом, зона наименьшей значимости мейобентоса в общей биомассе бентоса в Ладожском озере совпадает с зоной максимального развития *P. affinis* (рис. 4). Это, как нам кажется, позволяет выдвинуть гипотезу, что в открытой зоне Ладожского озера, особенно при соответствующих условиях среды, определяющих количественное развитие бентосных сообществ в интервале значений биомассы 3—8 г/м^2 на глубинах 20—60 м, одним из основных факторов,

Таблица 1

Средние значения биомассы мейобентоса (B_m), средние соотношения биомасс мейо- и макробентоса ($B_м$) и относительная значимость мейобентоса в общей биомассе зообентоса Ладожского озера при различных уровнях развития макробентоса

Классы $B_м$, г/м^2	B_m, г/м^2	$[B_m/B_м] \times 100\%$	$[B_m/(B_m+B_м)]$ 100%
менее 0,5	0,22±0,04	217,5±51,6	60,6±6,7
0,5—1	0,23±0,03	66,0±30,9	29,7±5,7
1—2	0,50±0,16	37,1±10,9	22,9±4,0
2—4	0,95±0,29	34,1±9,1	21,9±4,4
4—8	0,34±0,08	5,8±0,8	5,5±0,8
более 8 (8—28)	1,06±0,29	8,3±2,1	7,5±1,8

Таблица 2

Средние значения биомассы мейобентоса (B_m), средние соотношения биомасс мейо- и макробентоса ($B_м$) и относительная значимость мейобентоса в общей биомассе зообентоса в 48 озерах мира при различных уровнях развития макробентоса

Классы $B_м$, г/м^2	B_m, г/м^2	$[B_m/B_м] \times 100\%$	$[B_m/(B_m+B_м)] \times 100\%$
менее 0,5	0,29±0,08	213,0±59,3	60,2±7,7
0,5—1	0,35±0,07	49,0±10,1	29,3±3,9
1—2	1,27±0,35	78,0±19,2	34,2±4,8
2—4	1,29±0,23	38,9±6,8	25,8±3,1
4—8	2,16±0,61	34,2±9,2	20,4±4,4
более 8 (8—32)	2,36±0,50	14,8±2,8	11,9±1,8

лимитирующих развитие мейобентических популяций, является выедание мейобентоса амфиподами. Выдвинутое предположение требует экспериментальных работ для своего подтверждения, так как в литературе отсутствуют работы, в которых бы оценивался состав пищи *P. affinis* и значимость отдельных компонентов при питании этого рачка в различных условиях. Если предложенная гипотеза о прессе амфипод на популяции мейобентоса верна, то это во многом объясняет снижение не только относительных, но и абсолютных значений биомассы мейобентоса при уровне биомассы макробентоса 4—8 г/м^2 в Ладожском озере.

Рассмотрим, почему при соответствующих условиях среды, определяющих достаточно низкое количественное развитие макробентоса (например, лимитирование пищей), происходит увеличение доли, а иногда и абсолютных значений биомассы мейобентоса, и почему при увеличении продуктивности донных сообществ происходит более быстрый рост биомассы макробентоса по сравнению с биомассой мейобентоса, а следовательно, уменьшение долевого участия мейобентоса в бентосе озер. Согласно гипотезе Тиля и Элмгрена (Thiel,

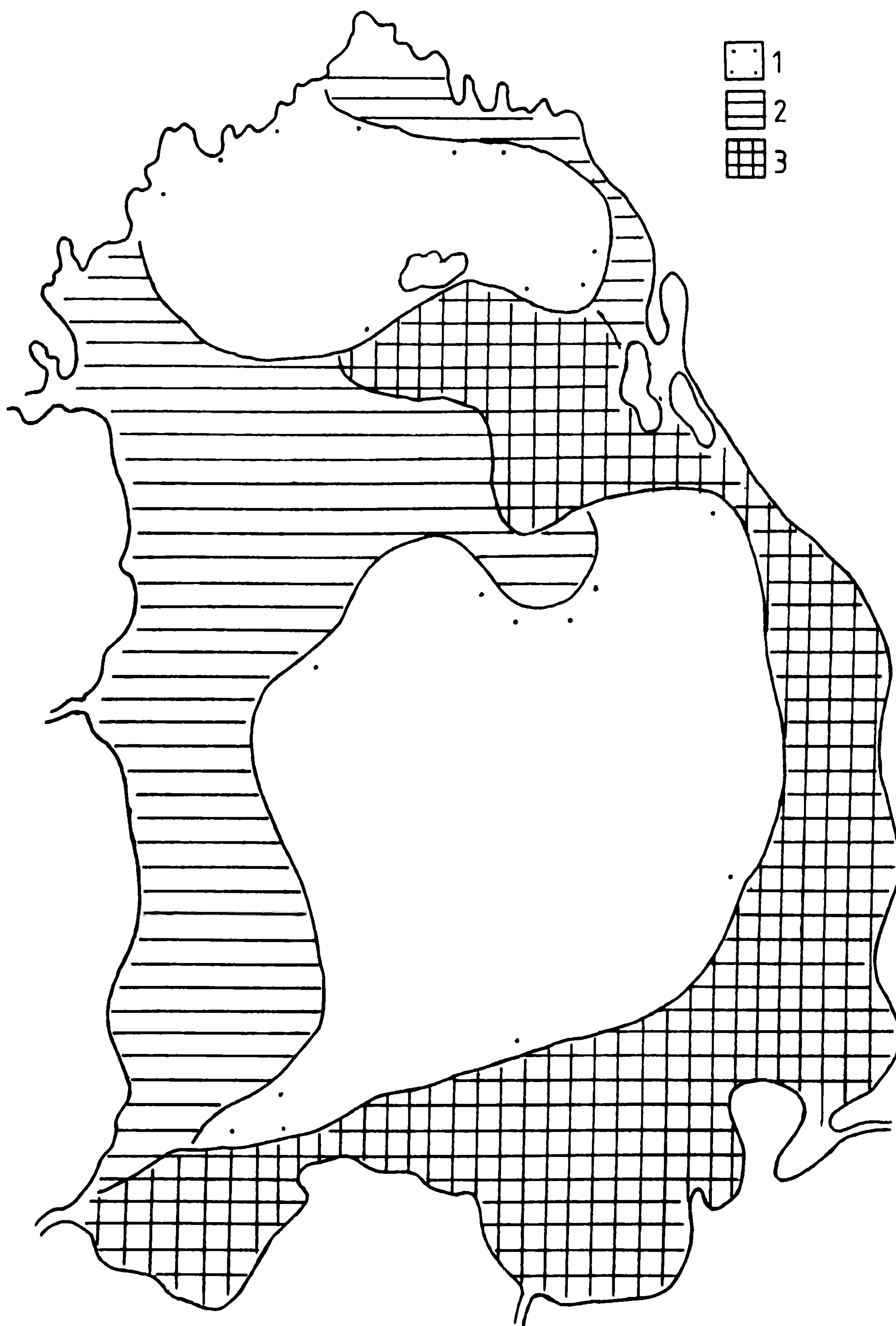


Рис. 2. Доля биомассы мейобентоса в общей биомассе зообентоса в Ладожском озере.
1 2–15%, 2 15 30%, 3 30 70%

1975; Elmgren, 1976) в местах, где наблюдаются низкие концентрации пищевых ресурсов, могут существовать популяции мейофауны и немногочисленные популяции макробентоса или, например, тех организмов, чья довольно высокая биомасса может поддерживаться в значительной степени за счет мейобентоса (в Ладожском озере это *P. affinis*). В этих условиях мейобентос имеет преимущества перед макробентосом, так как лучше утилизирует скудные рассеянные пищевые частицы. При увеличении пищевых ресурсов происходит

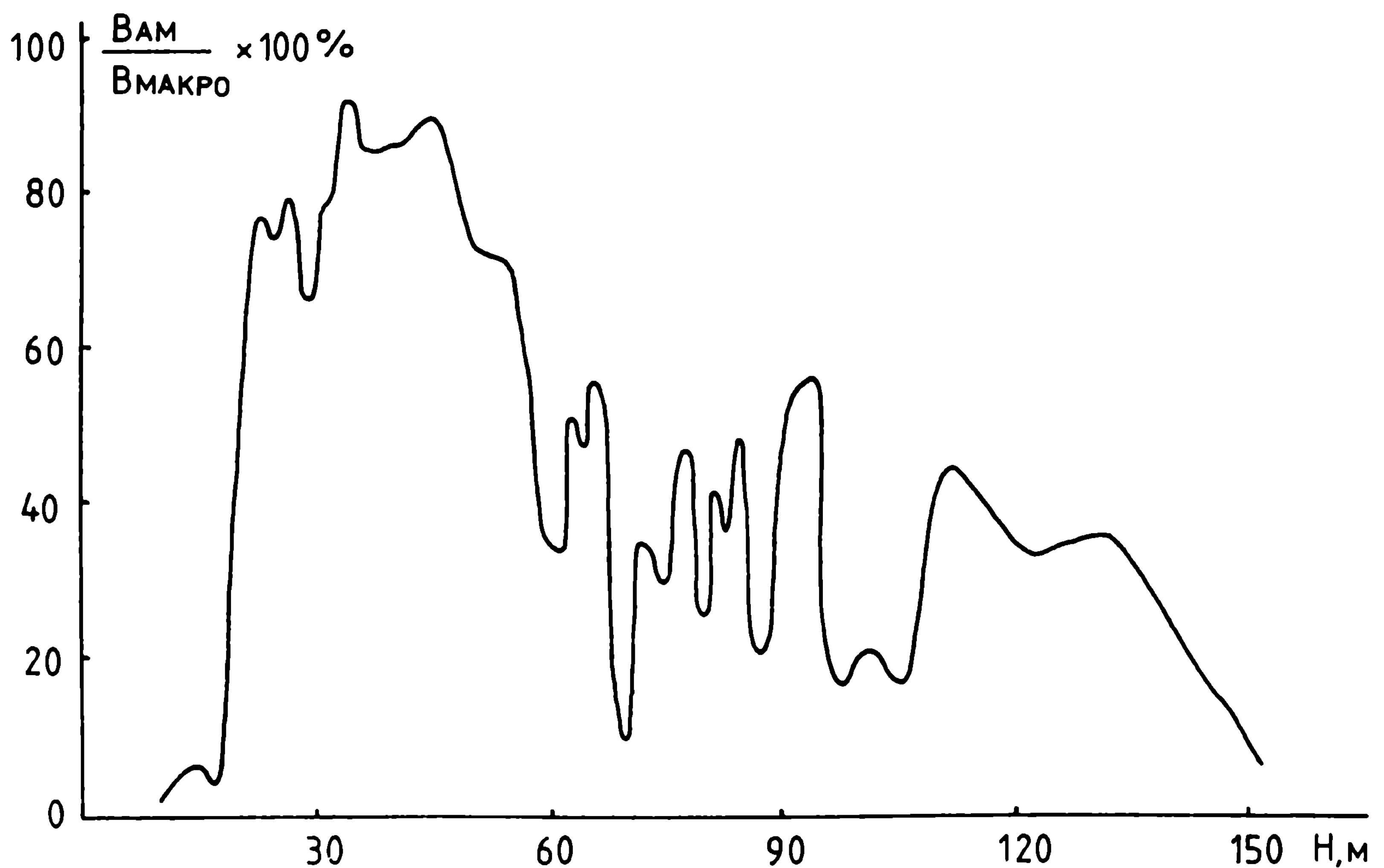


Рис. 3. Доля амфипод в общей биомассе макробентоса на разных глубинах (*H*) в Ладожском озере

$B_{ам}$ — биомасса амфипод, $B_{макро}$ — биомасса макробентоса

более быстрый рост биомассы макробентоса, так как макробентос начинает потреблять увеличивающуюся биомассу мейобентоса (Elmgren, 1976). Следует также отметить, что мейофауна будет проигрывать макробентосу при конкуренции за пищу в условиях достаточно больших концентраций пищевых частиц, поскольку у мейобентоса интенсивность метаболизма в несколько раз превышает таковую у макробентоса, а, следовательно, при благоприятных пищевых условиях макрофауна имеет явное превосходство в конкуренции и увеличении своей биомассы. Такая ситуация должна складываться при эвтрофировании олиготрофных озер, когда накопление вновь образуемого избыточного органического вещества лишает мейофауну ее преимуществ в потреблении низких концентраций пищи. Это обстоятельство может помочь объяснить снижение относительной значимости мейофауны при эвтрофировании озер (Скворцов, Кузьменко, 1981; Макарцева, Беляков, Курашов, 1983; Скворцов, 1984б; Paasivirta, Sarkka, 1978). Косвенным доказательством этому может служить тот факт, что в экспериментальных работах на популяциях разноразмерных видов Cladocera (Romanovsky, Feniova, 1985) было показано, что в олиготрофных водоемах с низкой концентрацией пищи при конкуренции побеждают мелкие виды, вытесняя крупных, а в эвтрофных условиях крупные Cladocera доминируют и вытесняют мелких. Следствием увеличения биомассы и плотности макробентоса может быть усиление процесса безвыборочного потребления организмов мейобентоса, их покоящихся стадий и яиц детритофагами из состава макробентоса, например, олигохетами и нехищными хирономидами. Это будет способствовать более медленному нарастанию биомассы мейобентоса. Кроме хищничества, можно назвать еще несколько возможных факторов, которые

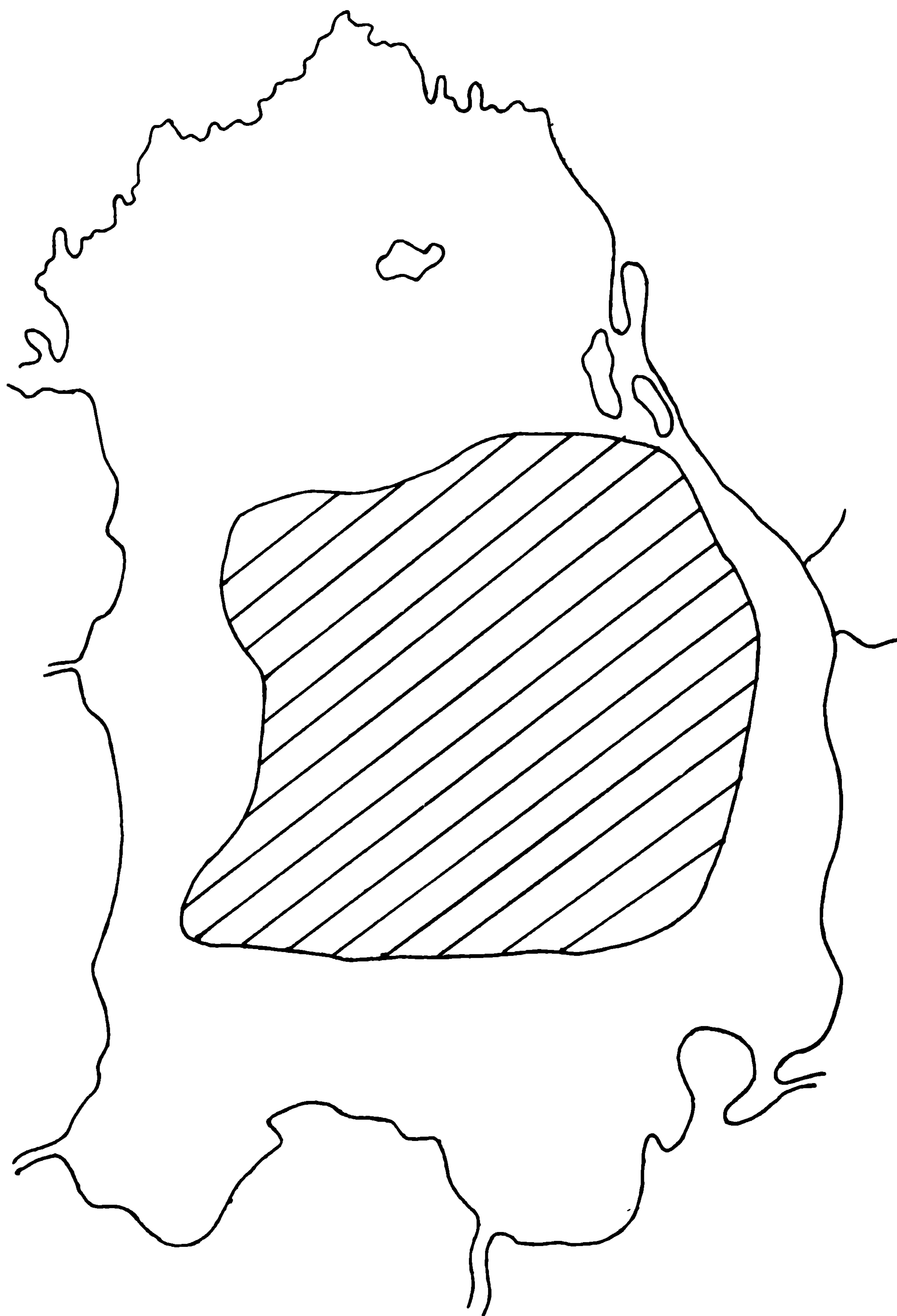


Рис. 4. Зона максимального развития *P. affinis* в Ладожском озере

Доля биомассы *P. affinis* в общей биомассе макрозообентоса 50—95%.

вероятно могут ограничивать увеличение биомассы мейобентоса и влиять на снижение ее относительного значения в общей биомассе бентоса:

1) На изменение соотношения мейо- и макробентоса может влиять не просто увеличение пищевых ресурсов, но и качественное изменение пищевого материала. Так, наряду с накоплением пищи, которую эффективно потребляет мейофауна, может происходить с большей скоростью нарастание количества пищевых частиц, в основном потребляемых макрофауной, что и позволяет макробентосу увеличивать свою биомассу относительно и абсолютно больше, чем мейобентосу.

2) В результате жизнедеятельности макробентоса могут изменяться механические и физико-химические свойства донных осадков, и при конкурентных взаимоотношениях между организмами мейо- и макрофауны такие изменения среды, вероятно, могут подавлять развитие мейобентоса, причем воздействие будет тем сильней, чем больше плотность организмов макробентоса.

3) Возможно, что ингибирующий эффект самоограничения роста при увеличении плотности популяций для организмов мейофауны начинает проявляться при значительно меньших биомассах, чем для макробентических животных.

Для окончательного выяснения вопроса, имеют ли эти факторы место в действительности и каково их реальное воздействие, необходимы специальные наблюдения и экспериментальные работы.

Факт снижения относительной продукции мейобентоса по мере эвтрофирования озер В. В. Скворцов (1984б) на примере сравнения озер Карельского перешейка и Нарочанской группы объясняет тем, что происходит замещение интенсивно продуцирующих групп (хирономиды и ветвистоусые рачки) другими, скорость продуцирования которых значительно ниже. Возможность влияния такой замены на соотношение мейо- и макробентоса требует тщательного изучения, однако в данном случае следует отметить, что в методике В. В. Скворцова и В. А. Бабицкого, опубликовавшего данные по мейобентосу озер Нарочанской группы (Бабицкий, 1980), есть отличие, которое не позволяет сравнивать результаты по ветвистоусым рачкам. В оз. Пааярви (Holopainen, Paasivirta, 1977), которое в рассматриваемом В. В. Скворцовым ряду озер по продуктивности стоит перед озерами Карельского перешейка, и ветвистоусые рачки и личинки хирономид составляют небольшой процент от общей биомассы мейобентоса, а преобладают группы с низкими значениями P/B-коэффициентов, что не соответствует предложенному объяснению. При рассмотрении распределения доли мейобентоса в биомассе зообентоса по глубинам в Ладожском озере не обнаруживается какой-либо единой закономерности в распределении этого показателя в зависимости от такого интегрального абиотического фактора, как глубина (рис. 5) Но выделяется зона наименьшей значимости мейобентоса на глубинах максимального развития *P. affinis* (20—60 м) В настоящее время следует признать, что вопрос о механизмах, влияющих на соотношение мейо- и макробентоса в озерных экосистемах в значительной степени остается открытым.

Ранее в литературе уже была сделана рекомендация, что, если не проводится специальных работ по оценке биомассы мейобентоса, брать ее величину из рассчета 10% от биомассы макробентоса, а также приведены формулы для приближенной оценки биомассы и продукции мейобентоса в озерах по известным показателям для макробентоса (Петухов, 1983). Однако полученные результаты показывают, что эта оценка является несколько заниженной в ряде интервалов значений биомассы макробентоса (табл. 1, 2), поэтому при необходимости ориентировочно определить биомассу мейобентоса по известной биомассе макробентоса лучше пользоваться для

12

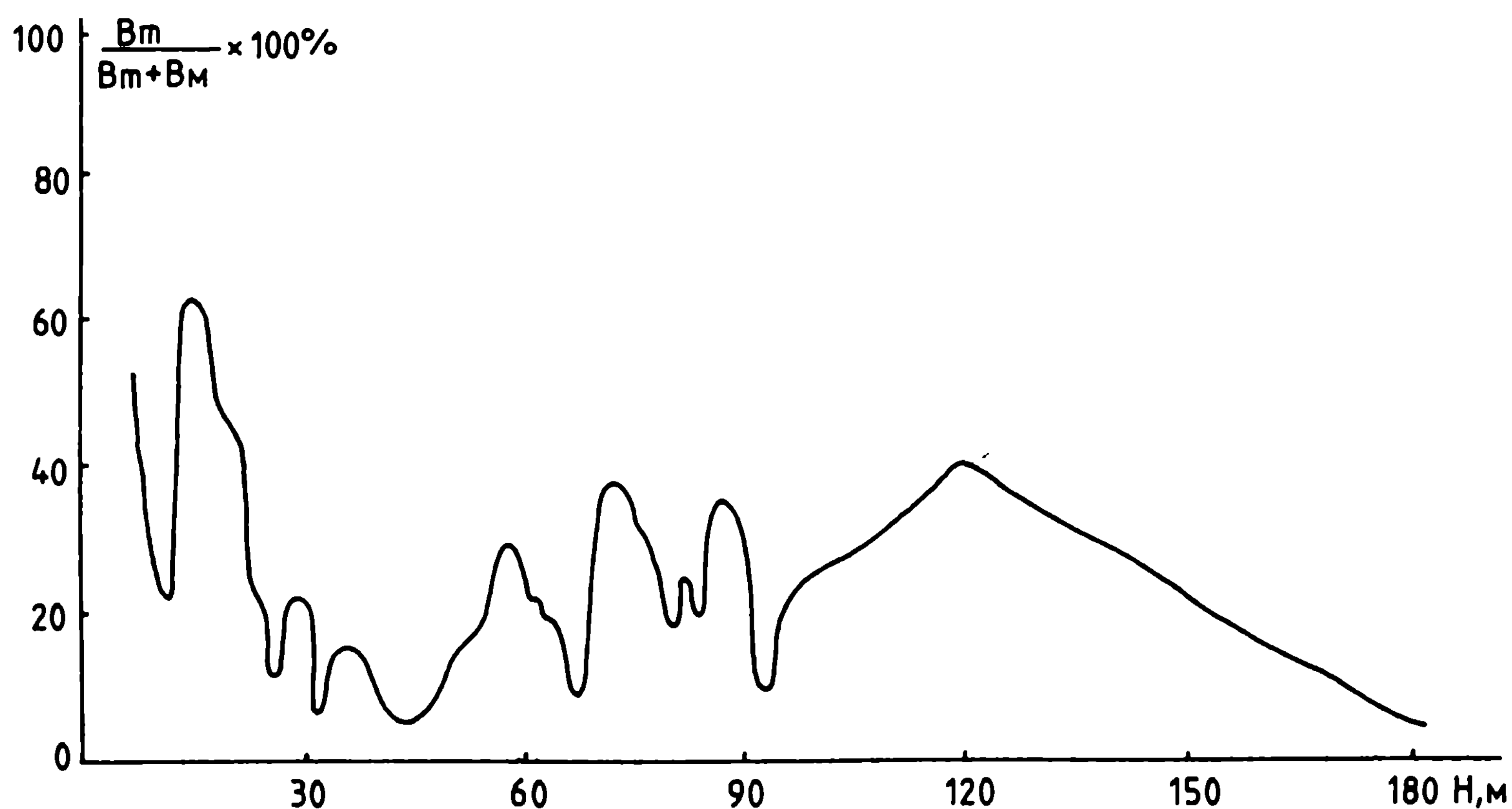


Рис. 5. Доля биомассы мейобентоса (B_m) в общей биомассе зообентоса на разных глубинах (H) в Ладожском озере.

$B_м$ — биомасса макробентоса.

озер Северо-Запада средними показателями, приведенными в табл. 1, а для других регионов и в табл. 2. Так как скорость продуцирования у организмов мейофауны в 2—4 раза выше, чем у макробентоса, то можно оценить и вероятное значение продукции мейобентоса, но точно отразить роль мейобентоса в каждом конкретном водоеме могут только специальные исследования.

Таким образом, можно заключить, что по мере роста биомассы макробентоса в озерах прослеживается более медленный рост средних показателей биомассы мейобентоса и соответствующее уменьшение значимости мейобентоса в бентосе озер.

ЛИТЕРАТУРА

Бабицкий В. А. Микробентос трех озер разного типа.- Гидробиол. журн., 1980, т. 16, № 1, с. 37—45.

Курашов Е. А. Менщуткина М. В. Распределение мейобентоса в Ладожском озере. Соотношение мейо- и макробентоса.— В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Тез. докл. к 6 Всесоюзн. лимнол. совещ., Лиственичное на Байкале. Иркутск, 1985, вып. 3, с. 121—122.

Макарцева Е. С., Беляков В. П., Курашов Е. А. Продукция беспозвоночных.- В кн.: Реакция экосистем озер на хозяйственное преобразование их водосборов. Л., 1983, с. 149—163.

Михайлов А. Е. Сравнительная характеристика микробентоса некоторых озер Южной Карелии. Учен. Псков. пед. ин-та, 1969, вып. 22, с. 88—94.

Михайлов А. Е. О микробентосе Псковского озера.— В кн.: Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1973, с. 73—75.

Окунева Г Л. Мезо- и микробентос в районе Больших Котов (Юж. Байкал).— В кн.: Новые материалы по фауне и флоре Байкала. Иркутск, 1976, с. 116-142.

Петухов В. А. Соотношение мейо- и макробентоса в некоторых озерах.— Научн. тр. ГосНИОРХ, 1983, вып. 196, с. 99—102.

Скорцов В. В. Продукционная характеристика мейобентоса и элементы его энергетического баланса.— В кн.: Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Л. 1984а, с. 261—269.

Скворцов В. В. Количественная оценка участия мейобентического сообщества в процессах трансформации органического вещества в озерных экосистемах.— Научн. тр. ГосНИОРХ, 1984б, вып. 223, с. 108—111.

Скворцов В. В., Кузьменко К. Н. Участие мейобентоса литорали разнотипных озер Карельского перешейка в формировании качества воды. В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Тез. докл. к 5 Всесоюзн. лимнол. совещ., Лиственичное на Байкале. Иркутск, 1981, вып. 2, с. 163—164.

Слепухина Т Д., Алексеева Н. А. Донные беспозвоночные.— В кн.: Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982, с. 181—190.

Уломский С. Н. Мезобентос пелагена уральских озер.— Изв. ВНИИОРХ, 1957, т. 39, с. 133—145.

Чиркова З. И., Мордухай-Болтовской Ф. Д. О микробентосе озер Кубенского, Белого и системы Северо-Двинского канала.— Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР, 1971, вып. 22, с. 63—81.

Щербаков А. П. Динамика численности и биомассы некоторых представителей микробентоса Глубокого озера.— Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1955, т. 6, с. 122—132.

Щербаков А. П. Озеро Глубокое. Гидробиол. очерк. М., 1967, 379 с.

Anderson R. S., De Henau A.-M. An assessment of the meiobenthos from nine mountain lakes in western Canada.— Hydrobiologia, 1980, vol. 70, N 3, p. 257—264.

Cole G. A. Notes on the vertical distribution of organism in the profundal sediments of Douglas Lake, Michigan.— The American midl. natural. 1953, vol. 49, N 1, p. 252—256.

Cole G. A. An ecological study of the microbenthic fauna of the two Minnesota lakes.— The American midl. natural., 1955, vol. 53, N 1—2, p. 213—231.

Elmgren R. Baltic benthos communities and the role of the meiofauna.— Contribution from the Asko lab. Univ. of Stockholm, Sweden., 1976, N 14, 31 pp.

Holopainen I. J., Paasivirta L. Abundance and biomass of the meiozoobenthos in the oligotrophic and mesohumic lake Pääjärvi, southern Finland.— Ann. zool. fennici., 1977, vol. 14, N 3, p. 124—134.

Mann K. H. Benthic secondary production.— Fundamentals of aquatic ecosystems, 1980, p. 103—118.

Moore G. M. A limnological investigation of the microscopic benthic fauna of Douglas Lake, Michigan.— Ecol. Monog., 1939, vol. 9, p. 537—582.

Paasivirta L., Särkkä J. Effects of pulp mill and municipal effluents and humus load on the macro- and meiobenthos of some Finnish lakes.— Verh. Int. Ver. Limnol., 1978, vol. 20, pt. 3, p. 1779—1788.

Romanovsky Y E., Feniova I. Y Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply.— Oikos, 1985, vol. 44, N 2, p. 243—252.

Stanczykowska A. Comparison of the zoomicrobenthos occurring in the profundal of several lakes in northern Poland. Bull. Acad. Pol. ser Biol 1967, vol. 15, N 6, p. 349—353.

Thiel H. The size structure of the deep-see benthos.— Inst. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr., 1975, vol. 60, N 5, p. 575—606.

E. A. Kurashov

ON THE RELATION OF MEIO- AND MACROBENTHOS AND THE SHARE OF MEIO-BENTHOS IN THE BIOMASS OF ZOOBENTHOS IN LAKE ECOSYSTEMS IN THE BENTHIC COMMUNITIES AT VARIOUS LEVELS OF PRODUCTIVITY

The quantitative abundance of meio- and macrobenthos in relation to productivity level of bottom biocoenoses are discussed with reference to the Ladoga lake and another 47 lakes of the globe. It is established that the rising at the biomass of macrobenthos is related to slower rising of the average biomass of meiobenthos. The processes leading to the diminishing of the role of meiobenthos in the transformation of the matter and energy with the increasing of productivity of benthic communities are discussed.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

Т. С. Смирнова

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ПРОДУКТИВНЫХ ЗОН ПЕЛАГИАЛИ БОЛЬШИХ ОЗЕР В СВЯЗИ С НЕОДНОРОДНОСТЬЮ ВОД

Изучение распределения продуктивных зон в пелагиали больших озер, а также причин, обусловливающих характер этого распределения, представляет значительный интерес, однако работ такого рода пока еще очень немного. Вопрос о горизонтальном распределении зоопланктона в озерах С. В. Герд (1946) назвал одной из основных проблем планктонологии в Карелии, подчеркнув, что эта проблема имеет живой практический интерес, будучи тесно связанной с вопросом о нагульных миграциях рыб-планктофагов. Материалы, характеризующие распределение метазойного зоопланктона (коловраток и ракообразных) на больших озерах Северо-Запада СССР, собранные и частично опубликованные автором в течение 1965—1985 гг., и особенно результаты наших исследований на Ладожском озере, где, кроме того, в 1981—1983 гг. нами были проведены исследования планктонных инфузорий, а также сведения, имеющиеся в литературе, позволяют сделать некоторые обобщения.

Понять закономерности локализации наиболее продуктивных зон в озерах невозможно без рассмотрения вопроса об особенностях структуры вод пелагиали. Известно, что в больших озерах выделяются довольно четко различимые основная озерная водная масса и водные массы прибрежий, заливов и губ, образующиеся за счет поступления в озеро первичных вод притоков (Богословский, 1970). В области взаимодействия различных по своим свойствам и происхождению водных масс образуется зона трансформации вод, часто довольно обширная. Трансформация вод происходит в результате сложных физико-химических и биохимических процессов (Буторин, 1968)

При изучении зоопланктона Онежского озера было обнаружено, что сложная структура водных масс озера оказывает существенное влияние на распределение и уровень численности зоопланктеров (Смирнова, 1970, 1972). Сложная динамика водных масс, их взаимодействие, способствует образованию в зонах смешения и трансформации различных вод участков, выделяющихся высокой продуктивностью планктона. Этот факт подобен описанному впервые на морях и к настоящему времени хорошо исследованному на этих водоемах явлению закономерного повышения продуктивности всех сообществ во фронтальных зонах (Богоров, 1967; Виноградов, 1977; Виноградов, Шушкина, 1983).

В крупных озерах Северо-Запада повышенное обилие зоопланктона неоднократно отмечалось в районах смешения различных водных масс, в частности первичных вод притоков и основной озерной водной массы, а также в участках, характеризующихся повышенной динамикой вод (Смирнова, 1978, 1982, 1985; Смирнова и др., 1981; Дружинин и др., 1983; Мажейкайте и др., 1985)

Такое явление — значительное развитие зоопланктона, и, прежде всего, инфузорий и коловраток — в местах смешения различных водных масс объясняется интенсификацией физико-химических и биохимических процессов во фронтальных зонах, где происходит трансформация поступивших в озеро вод. В трансформации вод принимают участие планктонные микроорганизмы, в первую очередь, бактерии и грибы, затем инфузории и бесцветные жгутиконосцы, а также и коловратки. При поступлении с водами притоков биогенов усиленно развиваются планктонные водоросли. Все это дает возможность развиваться и рачковому планктону.

Обнаружить и проиллюстрировать связь этих процессов довольно трудно, так как для увеличения численности планктеров требуется некоторое время и тем большее, чем длиннее цикл развития данной группы животных. Поэтому легче всего проследить влияние расположения водных масс на распределение короткоцикловых форм — инфузорий и коловраток.

Явление увеличения численности гидробионтов в зонах смешения различных водных масс можно обнаружить: 1) в определенный момент времени, анализируя распределение водных масс и зоопланктеров на разрезе через водоем или рассматривая карты распределения водных масс и гидробионтов по акватории; 2) это явление обнаруживается также и при анализе изменений обилия зоопланктеров во времени — на графиках сезонных изменений численности и биомассы зоопланктона в отдельной точке водоема; 3) совмещая эти картины (распределение зоопланктона в пространстве и сезонные изменения обилия зоопланктеров), мы получаем характеристику пространственно-временного распределения планктона на разрезе или в целом по акватории.

Увеличение численности зоопланктеров в районах смешения водных масс можно проследить, например, в Ладожском озере на разрезе мыс Быковец — мыс Охта 22 мая 1981 г. (рис. 1), когда в этом районе присутствовали основная озерная водная масса и прибрежные водные массы различного происхождения — трансформированные воды Свири и Волхова. В восточном районе максимальные величины численности инфузорий и коловраток отмечены на ст. 44, где волховские и свирские воды смешиваются с озерными. В западном районе ядро волховской водной массы, постепенно трансформируясь, смешивается с озерной водой (максимальные величины численности инфузорий и коловраток зарегистрированы на ст. 40, у самой границы раздела этих водных масс).

При рассмотрении распределения коловраток по акватории Ладожского озера 21—25 мая 1981 г. (рис. 2) хорошо видно, что их развитие в это время связано, в основном, с теплоактивной областью, ограни-

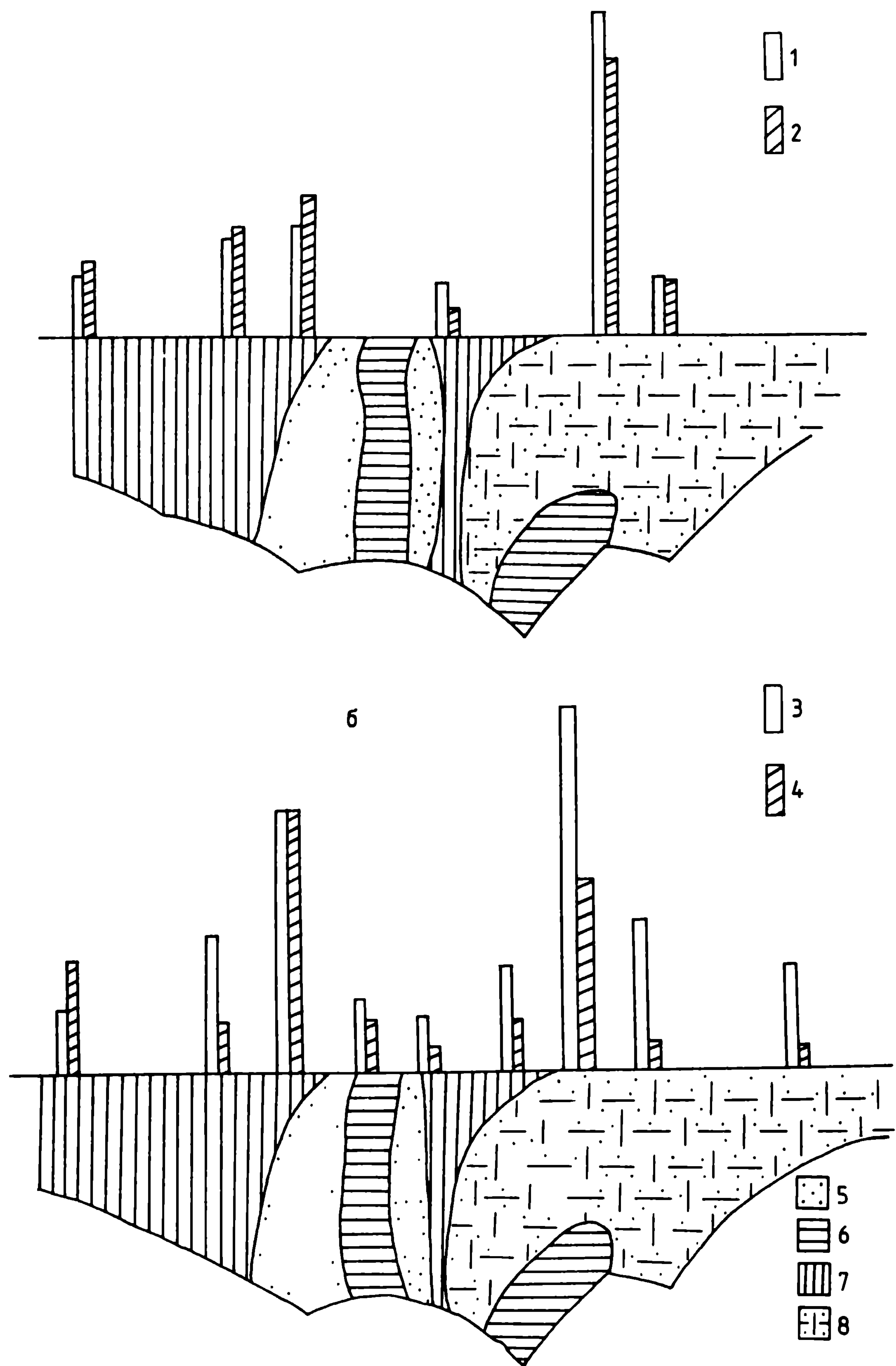


Рис. 1. Численность и биомасса зоопланктеров в Ладожском озере на разрезе мыс Быковец — мыс Охта 22 мая 1981 г.

а — инфузории, слой 0—0,4 м; *б* — коловратки, слой 0—2 м; *1* — численность 20 тыс. экз./м^3; *2* — биомасса, 10 мг/м^3; *3* — численность, 0,2 тыс. экз./м^3; *4* — биомасса, 20 мг/м^3; *5* — озерные воды; *6* — свирские воды; *7* — волховские воды; *8* — смешанные воды. (*5—8* по материалам Ладожской экспедиции Института озероведения АН СССР)

ченной фронтом термобара, т. е. с первичными водными массами, поступающими в прибрежные участки и смешивающимися здесь с озерной водой. Особенно высокие величины численности коловраток отмечены в районе влияния волховских вод (до 93,4 тыс. экз./м^3), несколько ниже (до 62 тыс. экз./м^3) — вблизи впадения р. Бурной. Еще меньше эти показатели в теплоинертной области, в восточном прибрежье,

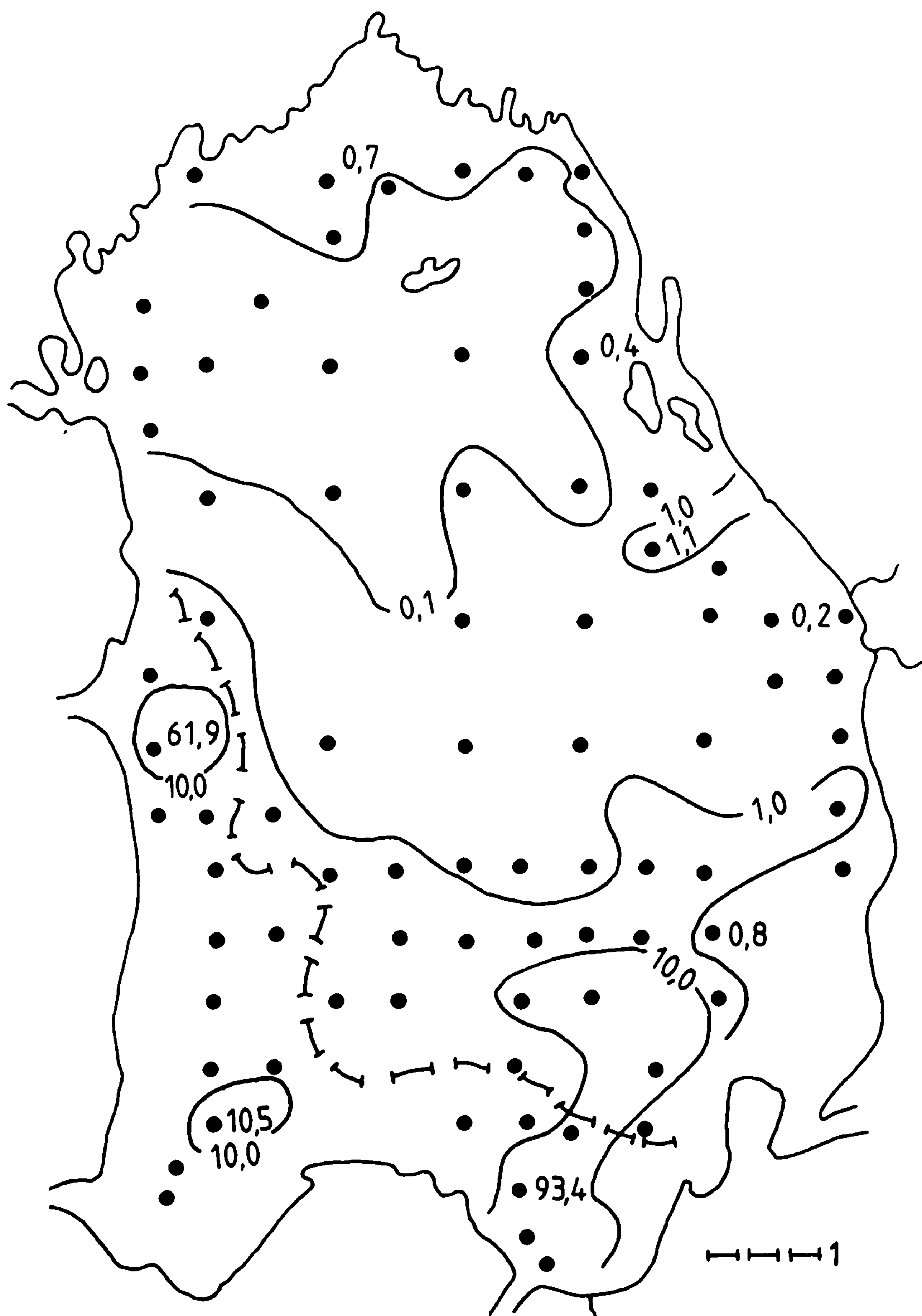


Рис. 2. Распределение численности коловраток (тыс. экз./м³) в Ладожском озере 21—25 мая 1981 г. (слой 0—2 м).

1 фронт термобара.

где в озеро впадает несколько небольших речек, а также в северном районе озера, на который оказывает влияние водообмен с заливами.

Местоположение наиболее продуктивных по планктону участков пелагиали изменяется по сезонам вместе с изменением расположения водных масс водоема. Наиболее продуктивные участки пелагиали, следуя продвижению зоны трансформации вод, перемещаются от мелководных прибрежий к центральным глубоководным районам озера. Поэтому, рассматривая сезонные изменения количественных показателей, например, биомассы зоопланктона (рис. 3) в разных точках водоема, можно видеть, что на прибрежной мелководной станции максимальные величины биомассы отмечаются раньше, чем на центральной глубоководной. Это особенно четко проявляется при спокойной, штилевой погоде, как это было в 1966 г на Онежском озере.

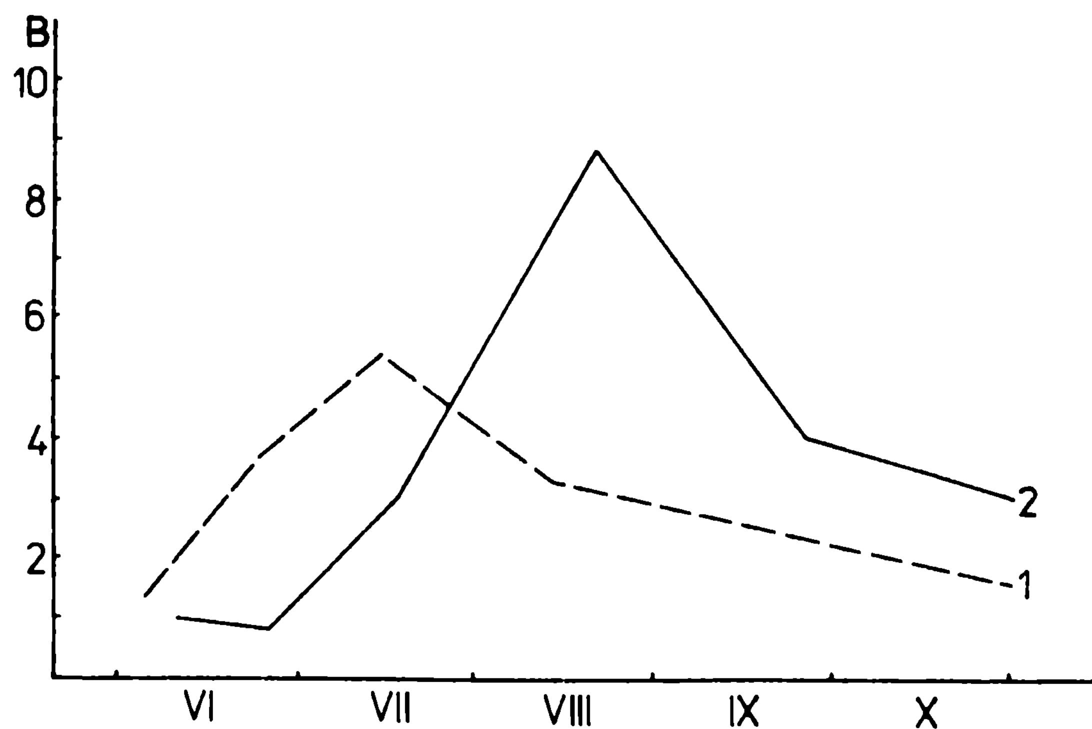


Рис. 3. Сезонные изменения биомассы зоопланктона Онежского озера в 1966 г.

1 мелководная станция на юге озера, *2* центральная глубоководная станция. *По оси ординат* биомасса, г/м^2, *по оси абсцисс* время, мес

Если проследить изменение положения максимума биомассы зоопланктона на продольном полуразрезе Ладожского озера в мае—октябре 1981 г. (рис. 4), то хорошо видно его перемещение от прибрежной мелководной станции 1 (в мае) к центральным глубоководным станциям (5 II, 5 III) — в августе, причем на ст. 5 II максимум отмечается раньше, чем на более южной ст. 5 III. Вероятно, это объясняется влиянием существующих в озере течений, благодаря которым, как видно из схем, приводимых А. Ю. Тержевиком и А. М. Крючковым (1982), трнсформированные водные массы притоков могут проникать на ст. 5 II раньше, чем на ст. 5 III. Кроме того, на ст. 5 II имеет место обогащающее влияние вод северного района озера.

Анализируя сезонные изменения распределения зоопланктона по акватории водоема, можно отметить, наряду с продвижением максимума развития от периферийных районов к центральным, тенденцию смещения максимума развития зоопланктона (вместе с перемещением зоны трансформации вод) по направлению стоковых течений и в соответствии с влиянием преобладающих ветров. Так, в оз. Ильмень можно проследить перемещение максимума зоопланктона от приустьевых участков притоков к истоку р. Волхова. Как указывает М. Б. Эггерт (1961), максимум биомассы зоопланктона в оз. Ильмень в 1955 г отмечен в приустьевых участках в конце июня—начале июля, в литорали — в конце июля—начале августа, в пелагиали — в конце августа—начале сентября; в истоке р. Волхова, как отмечает автор, максимумы планктона постоянно отстают на полмесяца от максимумов в озере.

В оз. Белом с перемещением границы зимних озерных вод и весенних речных из центральной в восточную часть озера, как это обычно наблюдается в конце лета (Ершова, 1968), связано перемещение области высоких значений биомасс зоопланктона. В июле 1976 г. зона смешения вод рек Ковжи, Кемы и Шолы с озерными (Веселова, 1981) располагалась широкой полосой в направлении с

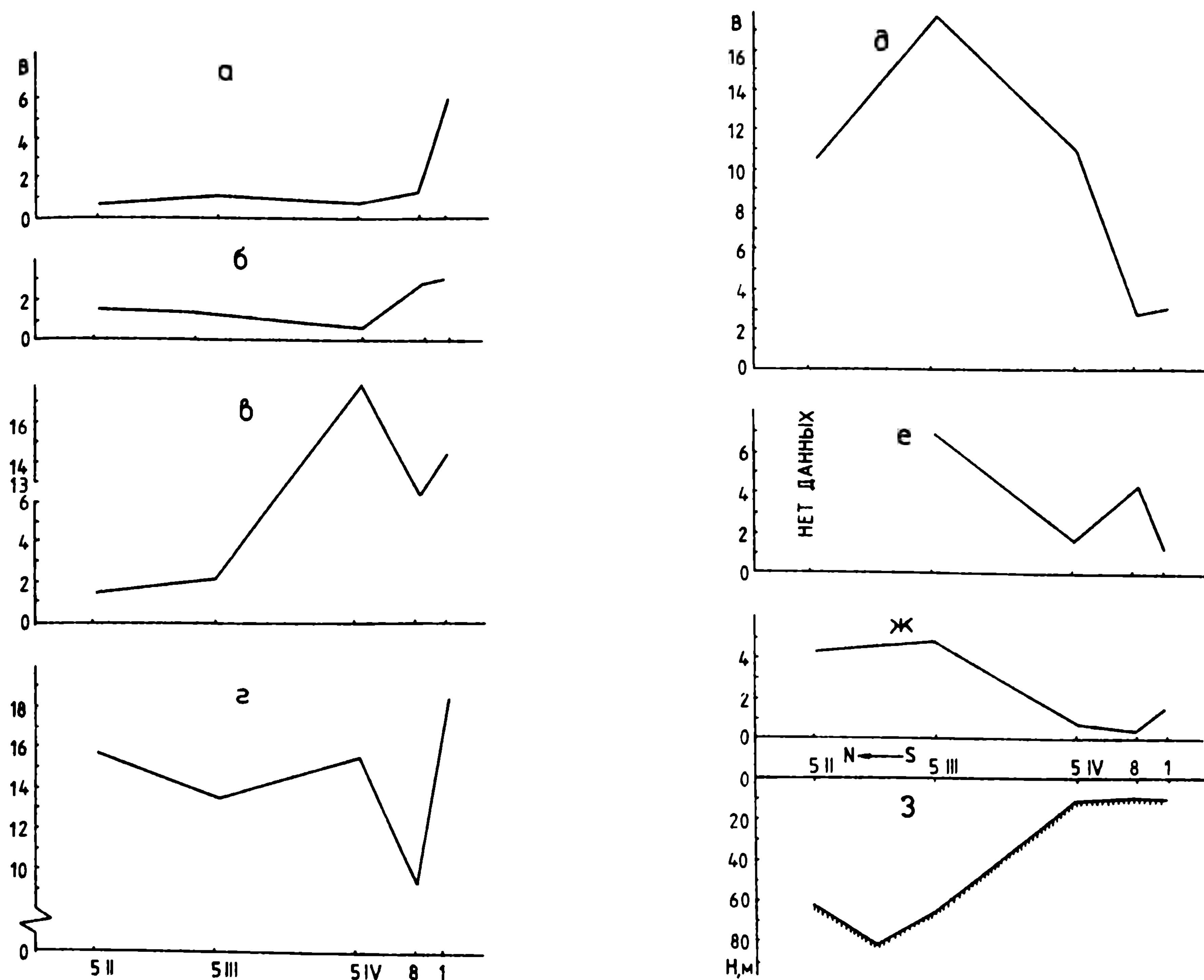


Рис. 4. Изменение биомассы зоопланктона на продольном разрезе Ладожского озера в июне—октябре 1981 г.

а — май, *б* *в* июль, август (1 декада), *д* август (3 да), сентябрь, *ж* — октябрь, *з* — рельеф дна, *В* — биомасса, г/м^2

северо-запада на юго-восток, а к августу, по мере вытеснения „зимней“ озерной водной массы и под влиянием преобладающих на водоеме юго-западных ветров, переместилась в северо-восточную часть озера, а вместе с этой зоной меняли свое положение и места наибольшего обилия зоопланктона (рис. 5, *а*). Северо-восточный участок в оз. Белом постоянно отличается наибольшим богатством не только зоопланктона, но также бактериопланктона (Александрова, 1981) и фитопланктона (Пырина и др., 1981).

По материалам, опубликованным в обстоятельной работе Н. И. Ибнеевой (1981), максимум развития зоопланктона в Чудском озере в вегетационный сезон 1977 г., характеризовавшийся северо-западными ветрами весной и штилевыми погодами в летний период, продвигался по ходу стокового течения из юго-восточной части озера (май) в северо-западном направлении к центру озера (июль) и еще далее на север по направлению к истоку р. Нарвы (сентябрь) (рис. 5, *б*).

Перемещение максимума развития зоопланктона по направлению стокового течения можно проследить и в глубоких озерах. Например, перемещение максимума численности планктонных инфузорий летом по сравнению с весной от устья р. Бурной в Ладожском

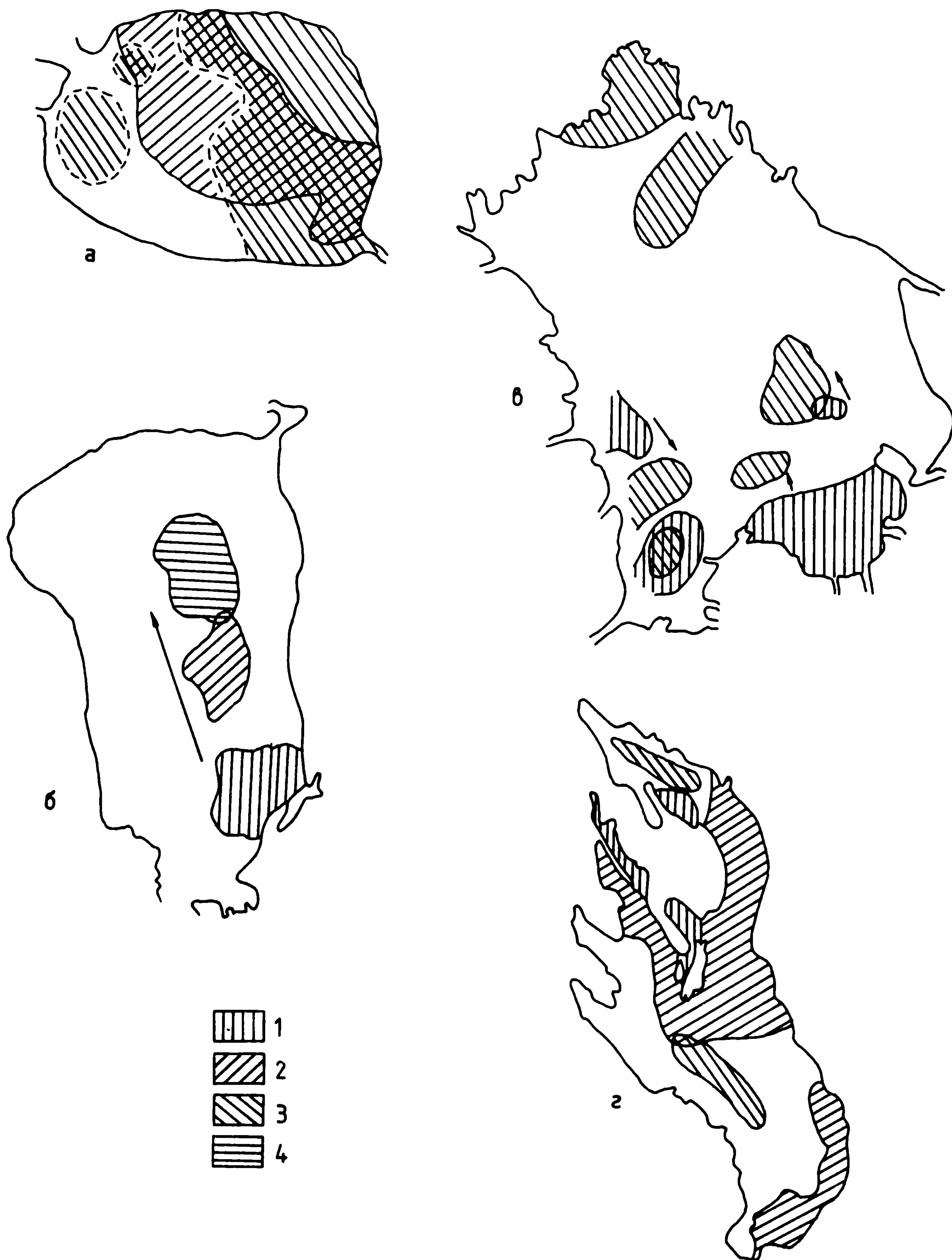


Рис. 5. Сезонные изменения положения максимума обилия зоопланктона в озерах.

а — перемещение максимума биомассы зоопланктона в оз. Белом в 1976 г. (по Смирновой и др., 1981); *б* — перемещение максимума биомассы зоопланктона в Чудском озере в 1977 г. (по Ибнеевой, 1981), *в* — перемещение максимума численности планктонных инфузорий в Ладожском озере в 1981 году (по Мажейкайте и др., 1985), *г* — перемещение максимума биомассы зоопланктона в Онежском озере в 1966 г. (по Смирновой, 1972). *1* — май (*5г* — июнь), *2* — июль, *3* — август, *4* — сентябрь.

озере по направлению к истоку р. Невы и продвижение их максимума развития вместе с перемещением волховских вод (рис. 5, *в*).

В Онежском озере в начале лета — в июне—июле 1966 г максимальное развитие зоопланктона отмечается в заливах и в неглубоком районе на юге озера; в августе максимальная биомасса зоопланктона зарегистрирована в глубоководном участке его центрального района (рис. 5, *г*), куда к этому времени перемещается зона трансформации вод.

Однако, несмотря на имеющие место сезонные изменения местоположения зон смешения вод притоков с основными озерными водами и локализации продуктивных зон, в водоемах, как правило, выделяются районы, характеризующиеся постоянным богатством зоопланктона. Это участки, где идут наиболее интенсивные процессы трансформации вод, совпадающие по времени с периодом развития летнего, наиболее разнообразного и обильного зоопланктона.

Смешением водных масс различного происхождения и возникающей при этом интенсификацией продукционных процессов планктона можно объяснить обычно высокие величины обилия зоопланктона вблизи истоков рек, вытекающих из озера. Постоянно высокие значения биомассы зоопланктона отмечались в истоке р. Волхов на оз. Ильмень (Эггерт, 1961), у истока р. Шексны на оз. Белом (Смирнова и др., 1981), часто наблюдались в истоке р. Онеги на оз. Лача (Смирнова, 1978), у истока р. Свири на Онежском озере (Смирнова, 1972); постоянным богатством зоопланктона отмечается и бухта Петрокрепость в Ладожском озере, расположенная у истока р. Невы.

Постоянно выделяющиеся богатством зоопланктона участки Ладожского озера (Соколова, 1956; Смирнова, 1982, 1985) — это районы, где отмечается смешение разных вод: юго-западный район, где смешиваются с озерными воды р. Бурной и куда могут попадать волховские воды; южный район, находящийся под влиянием волховских и свирских вод; северный озерный район, на который влияют заливы, а также район Мантсинсаарского архипелага, характеризующийся сложной динамикой вод. Эти наиболее продуктивные районы Ладожского озера являются местами нагула и промысла рыб (Правдин, 1956; Ковалева, 1956). Если рассматривать с точки зрения морфометрии, то наиболее продуктивными в Ладожском и Онежском озерах оказываются районы глубин 20—30 м — это граница стратифицированной и нестратифицированной частей озера. В районе этих глубин происходят основные процессы трансформации водных масс. Весной в районах глубин 20—30 м образуется термобар, затем, с опусканием слоя скачка постепенно на глубину около 20 м, и установлением в прибрежной зоне гомотермии, здесь создаются условия для вертикального перемешивания водной массы и контакта с донными отложениями, вовлечения скопившихся у дна соединений в круговорот веществ, происходящий в водной толще (Тихомиров, 1982). Все это создает условия для образования наиболее богатого зоопланктона (пелагического и обогащенного пелагического комплексов по Герду, 1946). Неудивительно поэтому,

что эти глубины являются зоной преимущественного обитания основных планктофагов Ладожского и Онежского озер — ряпушки и корюшки — в летний период (Сальдау, 1956). Интересно, что эта зона выделяется также высокой продуктивностью бентоса. Наибольшая численность и биомасса *Pontoporeia affinis Lindström*, определяющей общую биомассу бентоса и являющейся массовым объектом питания сигов, в большинстве районов южной части Ладожского озера наблюдается в зоне глубин 20—30 м. В Онежском озере этот рачок приурочен также к зоне активной трансформации вод, т. е. к тем же глубинам (Гордеев, 1949; Слободчиков, 1946; цит. по Сальдау, 1956).

Очевидно, что районы, продуктивные для пелагических сообществ, оказываются также продуктивными и для донных биоценозов.

Сезонные изменения локализации наиболее продуктивных по планктону зон тесно связаны с изменениями мест нагула рыб, и как следствие, с их сезонными миграциями.

С особенностями распределения зоопланктона по акватории озера в течение года согласуется выделение рыбопродуктивных зон, проделанное для Ладожского озера М. П. Ковалевой (1956). Так же, как и распределение зоопланктона, выделение рыбопродуктивных зон может быть связано с дифференциацией водных масс водоема. Выделенные М. П. Ковалевой окунево-плотвичные районы соответствуют прибрежным водным массам. Сигово-корюшковая зона приурочена к районам средних глубин, где наиболее интенсивно идут процессы трансформации вод (для рыб пределы этих глубин несколько шире, по Ковалевой — 15—50 м) Зона палии и рогатки соответствует глубоководной, наименее продуктивной по планктону, озерной водной массе. С этими тремя зонами приблизительно согласуются выделенные С. В. Гердом (1946) планктические комплексы

Таким образом, подобно тому, что установлено для морей, в больших озерах существует тесная связь между пространственно-временным распределением водных масс и распределением живых организмов, населяющих эти водоемы. Наибольшая продукция и обилие бактерий, водорослей, одноклеточных и многоклеточных беспозвоночных, а также и рыб, наблюдается во фронтальных зонах. Изучение закономерностей пространственно-временного распределения живых организмов в больших озерах, характеризующихся сложной структурой водных масс, поможет лучше понять функционирование экосистемы этих водоемов и будет способствовать разработке практических рекомендаций по использованию их богатств.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова Д. Н. Численность и биомасса бактериопланктона.— В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. ч. 2 Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л., 1981, с. 162—176.

Богоров В. Г. Биомасса зоопланктона и продуктивные районы Тихого океана.— В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 1. Планктон. М., 1967 с. 221—229.

Богословский Б. Б. Внешний водообмен водоемов и некоторые особенности водных масс пресных озер.— Тр. Всесоюзн. симпоз. по основн. пробл. пресн. озер, т. 1. Вильнюс, 1970, с. 234—258.

Буторин Н. В. О механизме трансформации водных масс в водохранилищах.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1968, вып. 16(19), с. 22—30.

Веселова М. Ф. Электропроводность.— В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР, ч 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л., 1981, с. 109—117

Виноградов М. Е. Пространственно-динамический аспект существования сообществ пелагиали.— В кн.: Биология океана, т. 1. Биологическая продуктивность океана. М., 1977, с. 14—23.

Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Сукцессии морских планктонных сообществ.— Океанология, 1983, т. 23, вып. 4, с. 633—639.

Герд С. В. Планктические комплексы больших озер Карелии и летние миграции ряпушки.— Учен. зап. Карело-Фин. ун-та, 1946, т. 1, с. 306—344.

Дружинин Г В., Короткевич О. Е., Смирнова Т С. О связи развития зоопланктона с распределением водных масс озера Ильмень.— Биология внутренних вод, информ. бюл. 1983, № 57, с. 15—19.

Ершова М. Г Водные массы Череповецкого водохранилища.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1968, вып. 16(19), с. 3—21.

Ибнеева Н. И. Распределение планктонных ракообразных Псковско-Чудского озера.— В кн.: Гидробиологическая характеристика различных рыбохозяйственных водоемов Европейской части РСФСР. Л., 1981, с. 77—88.

Ковалева М. П. Рыбопромысловые зоны Ладожского озера. Изв. ВНИОРХ, 1956, т. 38, с. 154—172.

Мажейкайте С. И., Смирнова Т С., Савина О. И., Крючков А. М., Тержевик А. Ю. Распределение планктонных простейших в Ладожском озере как один из показателей неоднородности его вод.— В кн.: Проблемы исследов. крупных озер СССР. Л., 1985, с. 118—121.

Правдин И. Ф. Ладожское озеро как рыбное угодие.— Изв. ВНИОРХ, 1956, т. 38, Л., с. 3—11.

Пырина И. Л., Минеева Н. М., Корнева Л. Г., Летанская Г И. Фитопланктон и его продукция.— В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР, ч. 2. Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л., 1981, с. 15—64.

Сальдау М. П. О пищевом значении бентоса и планктона для рыб Ладожского озера.— Изв. ВНИОРХ, 1956, т. 38, с. 66—74.

Смирнова Т С. О влиянии динамики водных масс на распределение и развитие зоопланктона Онежского озера.— Тр. Всесоюзн. симпозиума по осн. проблемам преснов. озер, 1970, т. 3, с. 175—189.

Смирнова Т С. Планктонные коловратки и ракообразные.— В кн.: Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972, с. 126—240.

Смирнова Т. С. Зоопланктон озер Воже и Лача.— В кн.: Гидробиология озер Воже и Лача. Л., 1978, с. 102—130.

Смирнова Т С. Зоопланктон.— В кн.: Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982, с. 173—190.

Смирнова Т С. Современное состояние зоопланктона Волховской губы и прилежащего района Ладожского озера.— Научн. тр. ГосНИОРХ, вып. 179, Л., 1982, с. 90—98.

Смирнова Т С. Зоопланктон района острова Мантсинсаари Ладожского озера как кормовая база рыб.— Научн. тр. ГосНИОРХ, 1985, вып. 237, с. 134—144.

Смирнова Т С., Ривьер И. К., Пихтова Т С. Зоопланктон.— В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР, ч. 2. Гидробиология и донные отложения Белого озера. Л., 1981, с. 77—99.

Соколова М. Ф. Зоопланктон Ладожского озера.— Изв. ВНИОРХ, т. 38, Л., 1956, с. 53—65.

Тихомиров А. И. Термика крупных озер. Л., 1982, 232 с.

Тержевик А. Ю., Крючков А. М. Динамические процессы в озере и трансформация водных масс.— В кн.: Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982, с. 69—78.

Эггерт М. Б. Планктон озера Ильмень. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 1961, т. 11, с. 82—104.

T. S. Smirnova

LOCALIZATION OF THE PRODUCTIVES ZONES IN THE PELAGIAL OF LARGE LAKES IN CONNECTION WITH THE WATER HETEROGENEITY

The rising of productivity of zooplankton and communities are localized in the zones of mixture of water masses in the large lakes of the north-western USSR characterized by the heterogeneity of water-masses of different origin. The rising of productivity of zooplankton can be established by analysis of its aquatorial distribution and by the alteration of its quantitative characteristics.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т 152

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, 1986, vol. 152

О. В. Белякова

АНАЛИЗ ВНУТРИГОДОВОЙ ДИНАМИКИ ПОТОКОВ ВЕЩЕСТВА В ЭКОСИСТЕМЕ ОЗЕРА ВОЖЕ НА ИМИТАЦИОННОЙ МОДЕЛИ

Описанная ранее (Белякова, 1980) имитационная модель сезонной динамики компонентов экологической системы оз. Воже позволила воспроизвести и оценить роль основных трофических звеньев во внутригодовой динамике потоков вещества и энергии в водоеме, в частности, на примере составляющих баланса минерального азота в озере. Возможность количественно определить на модели степень участия выделенных компонентов системы в суммарной ежесуточной величине потоков вещества в экосистеме оз. Воже в свою очередь позволила уяснить общие особенности круговорота веществ в экологической системе крупного, мелководного водоема.

Анализ сезонной динамики приходной и расходной составляющих баланса минерального азота в водной толще (рис. 1) показывает, что с момента вскрытия водоема до начала июня скорость изъятия минерального азота постоянно и значительно превышает величину его поступления, что приводит к резкому сокращению содержания минеральных форм азотистых соединений в течение первого месяца вегетационного периода. Приходная часть баланса минерального азота в водной толще в первую половину вегетационного сезона обнаруживает выраженную тенденцию к возрастанию с максимумом его поступления из различных источников в конце июля. В дальнейшем, несмотря на уменьшение абсолютных значений величины прихода минерального азота в единицу объема водной массы под 1 м^2, эта характеристика все же постоянно превосходит количество изымаемого биогенного элемента в период до начала марта, когда, в связи с увеличившимися расходами воды с началом весеннего паводка, вынос биогенов из озера со стоком начинает превалировать над величиной их поступления в водную толщу.

Расходная часть баланса минерального азота (рис. 2) в течение мая—сентября на 60—98% представлена потреблением азота в процессе продуцирования органического вещества фитопланктоном. В течение июня—июля процесс новообразования органического вещества планктонными водорослями в модели лимитируется наличным фондом минерального азота. Реальная величина продукции фитопланктонного сообщества в этот период значительно ниже возможных значений, рассчитанных в соответствии с принятой в

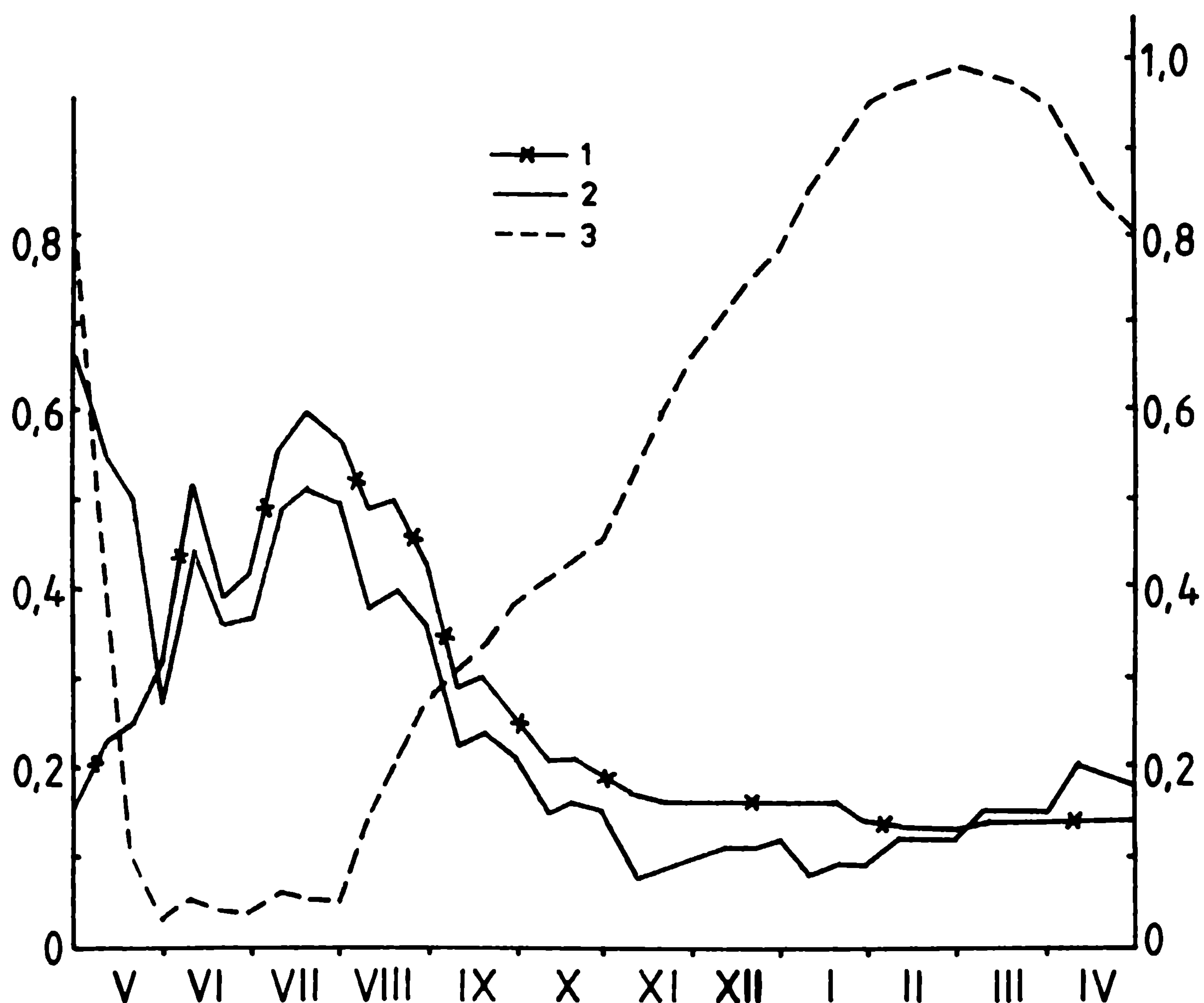


Рис. 1. Сезонная динамика приходной и расходной составляющих баланса минерального азота и его концентрации в озере (модель).

По оси абсцисс — время, мес, *по оси ординат слева* потоки вещества, 10^{-1}гN/м^2.сут.; *по оси ординат справа* концентрация, гN/м^2 *1* — приход, *2* — расход, *3* — концентрация.

модели максимальной величиной коэффициента утилизации фитопланктоном энергии солнечной радиации и реальными значениями поглощенной солнечной радиации в этот период. Примечательно, что именно в июне для крупных мелководных водоемов Северо-Запада СССР отмечается перестройка структуры фитопланктонного сообщества, выражающаяся в деградации весеннего, преимущественно диатомового, комплекса и начале развития представителей летнего, так называемого „тепловодного" комплекса более сложной структуры (Рыбинское водохранилище, 1972; Балонов; 1975; Лаугасте, 1975; Судницына, Ястремский, 1975; Сенатская, 1977; Авинская, 1981; Пырина и др., 1981). Кроме того, в рассматриваемом классе водоемов в июне—июле наблюдается появление в планктоне различных видов рода *Anabaena*, способных достигать в указанный период высокой численности и являющихся единственными представителями типично планктонных водорослей, для которых установлена способность к азотфиксации (Сиренко, 1972).

С октября преобладающим процессом изъятия соединений минерального азота из водной толщи становится вынос биогенных веществ со стоком из озера. В период ледостава (ноябрь -апрель) убыль содержания минерального азота в модели осуществляется исключительно за счет стока, причем абсолютное количество выносимого из системы биогенного соединения возрастает в феврале

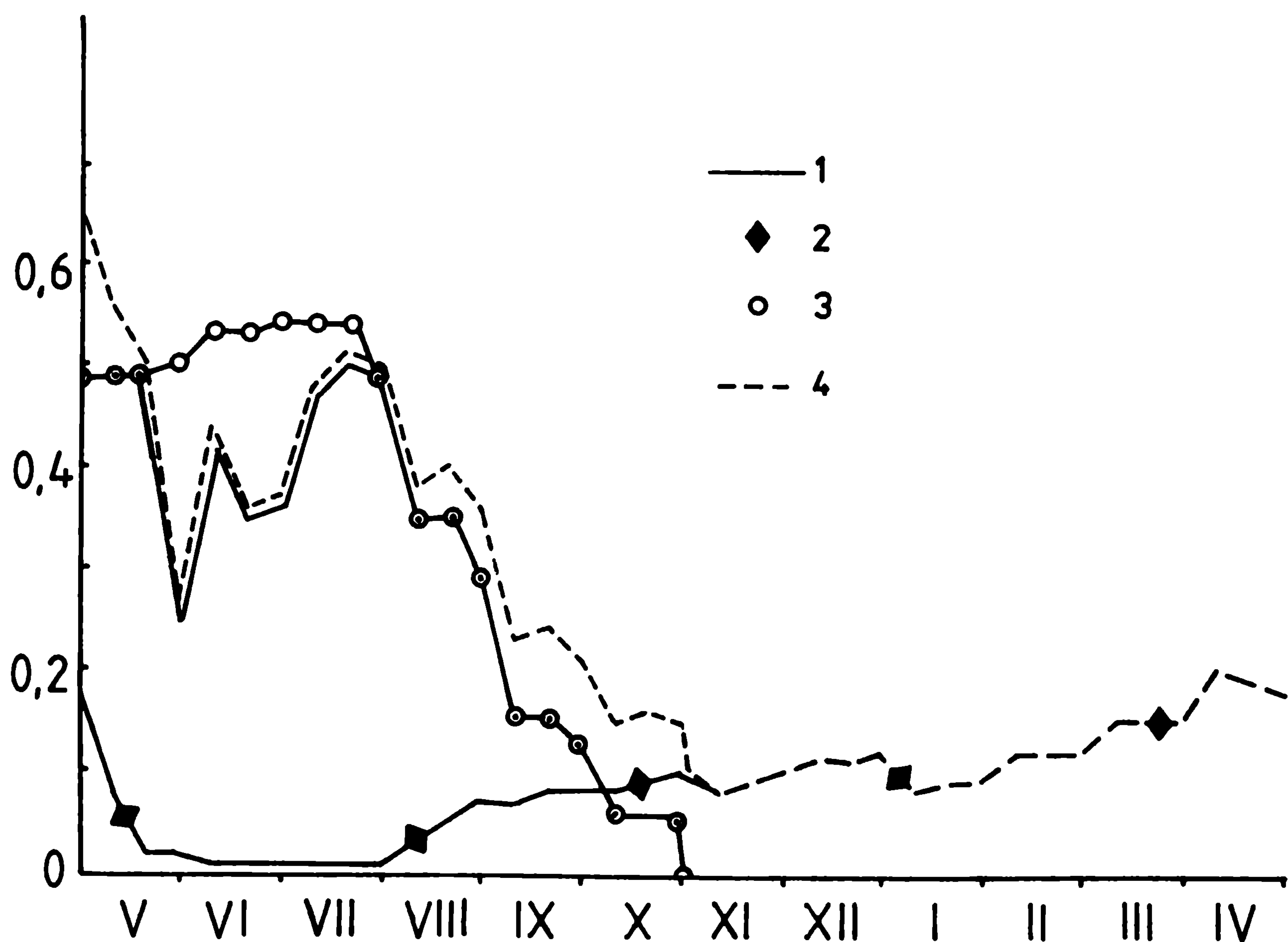


Рис. 2. Сезонная динамика составляющих расходной части баланса минерального азота в столбе воды под 1 м²

По оси абсцисс — время, мес; *по оси ординат* — потоки вещества, 10^{-1} г $N/м^2$·сут; *1* — потребление азота в процессе продуцирования органического вещества фитопланктоном, *2* — убыль минерального азота со стоком из озера, *3* — количество усвоенного фитопланктоном минерального азота при лимитировании процесса новообразования органического вещества водорослями значениями поглощенной солнечной радиации; *4* — суммарный расход минерального азота в объеме воды под 1 м²

вследствие повышения концентрации азота в воде озера (рис. 1), а в конце ледоставного периода (март—апрель) наряду с этим происходит также за счет увеличения расходов воды в связи с началом весеннего половодья.

Пополнение содержания биогенного соединения в модели происходит за счет минерализации органического вещества в процессе метаболизма живых элементов системы и поступления его со стоком в озеро (рис. 3). Максимальные величины поступления минерального азота приходятся на июль—август вследствие возрастания обменных процессов у всех групп организмов в период наиболее высоких температур водной массы.

При анализе относительного поступления минерального азота из различных источников оказывается, что наибольший вклад в суммарную величину приходной составляющей баланса минерального азота в системе в течение всего года осуществляется донным биоценозом, причем минерализация органического вещества илов донной микрофлорой составляет от 35% (в конце мая) до 80% (август, январь—март) от общей величины поступления минерального азота в водную толщу. Метаболическое выделение азота популяцией хирономид составляет чуть более 10% от общего поступления биогенного соединения в водную толщу в течение холодного периода

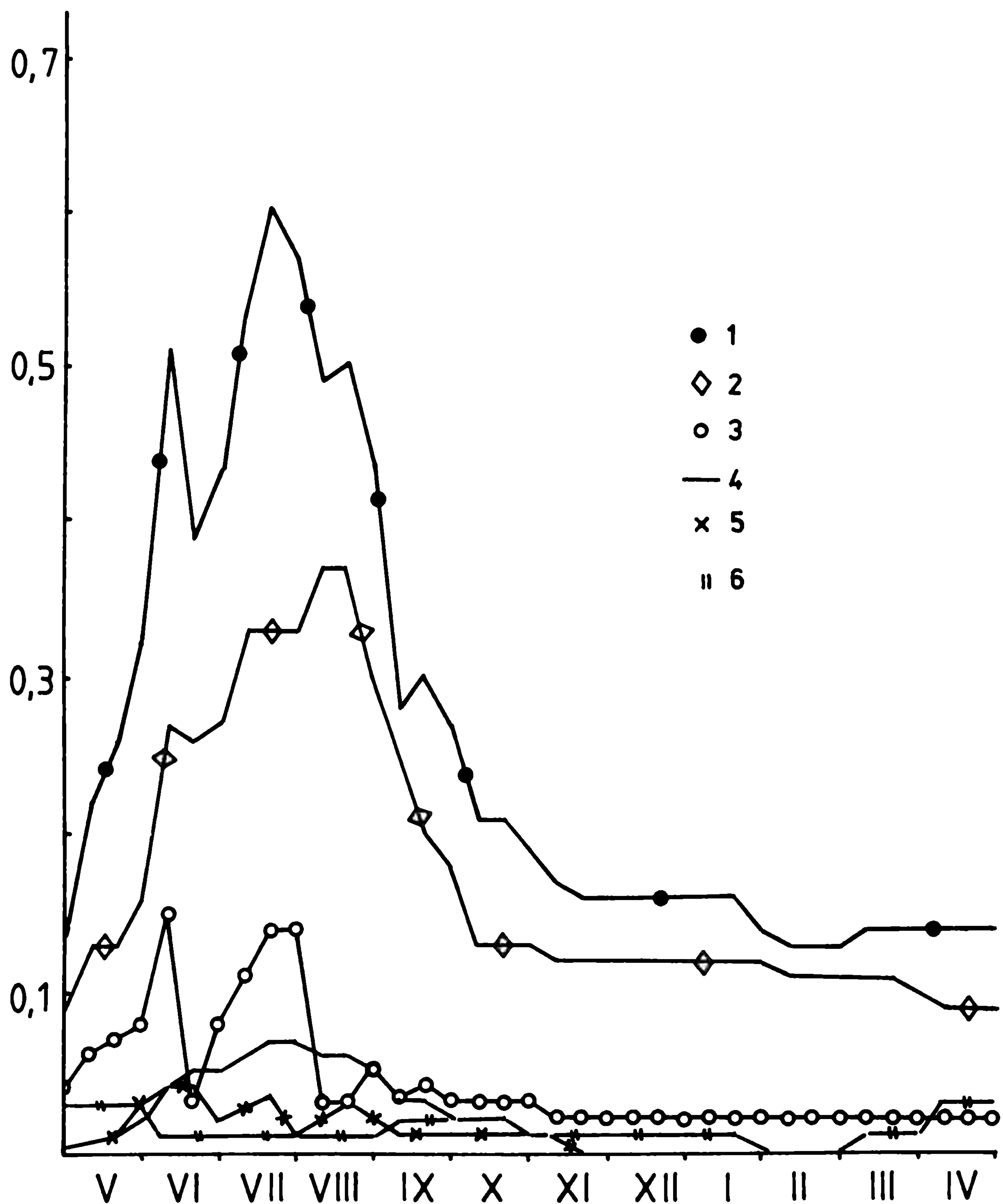


Рис. 3. Сезонная динамика составляющих приходной части баланса минерального азота в столбе воды под 1 м^2

По оси абсцисс время, мес., *по оси ординат* потоки вещества, 10^{-1} гN/м^2·сут *1* суммарное поступление; *2* азот, минерализованный донной микрофлорой; *3* — метаболическое выделение минерального азота популяцией хирономид; *4* минерализация азота бактериопланктоном, *5* — экскреция минерального азота зоопланктоном, *6* — поступление минерального азота со стоком в озеро.

(сентябрь—апрель), увеличиваясь до 30—40% в период активного роста личинок комаров летом. Максимальное участие бактериопланктона в деструкции органического вещества также приходится на летний период. В течение трех летних месяцев им минерализуется около 15% общего поступления азота в этот период. К концу ледостава приток минерального азота в результате метаболического выделения бактериопланктоном падает до ничтожных величин (около 1% общего поступления), в первую очередь в связи с уменьшением содержания легкоразложимой органики зимой. На-

конец, относительная величина выделения азота зоопланктоном составляет около 10% лишь в короткий отрезок времени в первой половине июня. Летом и осенью эта величина падает до 5%, а с конца ноября она практически равна нулю. Поступление минеральных соединений азота с водосбора возрастает до 20% в период весеннего половодья за счет увеличения объема стока в озеро в этот период. Однако в абсолютных величинах роль этого элемента среди составляющих приходной части баланса минерального азота в целом за год в водной толще наименьшая.

Таким образом, фонд минерального азота в озере в течение года формируется в основном (на 80—90%) за счет деструкции органического вещества донных отложений. Планктонное сообщество в минерализации продуцируемого органического вещества в оз. Воже играет сугубо подчиненную роль.

В связи с определяющей ролью донного сообщества в обогащении водной толщи соединениями минерального азота представляется необходимым рассмотреть баланс органического вещества в иловых донных отложениях. Поступление азота из песчано-глинистых субстратов в связи с принятым в модели предположением о выделении биогенных соединений из донных отложений пропорционально содержанию в них органического вещества (Трифонова, 1974) составляет менее 13% от потока минерального азота из илов.

Ежесуточная убыль органического вещества илов в первую половину вегетационного периода не превышает 0,5% от содержания органики в верхнем, биоактивном слое иловых отложений. Глубина его принята равной глубине наилка, представляющего собой неконсолидированный ил, и для оз. Воже равна в среднем 15 см (Курочкина, 1975). Однако в связи с тем, что поступление органического вещества в рассматриваемый период составляет менее 0,1% наличного содержания органики в илах в этот период, на модели получается отчетливый сезонный ход содержания органического вещества в иловых донных отложениях (рис. 4), с интенсивной убылью его в первые три месяца вегетационного периода. Минимальное содержание органического вещества в илах приходится на конец июля—начало августа. В этот момент в рассматриваемом слое иловых отложений содержится примерно на 20% меньше органического вещества по сравнению с его содержанием в илах в осенне-зимний период. Сезонные различия в средних значениях содержания органического вещества отмечены также для Псковско-Чудского водоема, где разница между содержанием органики в илистых осадках в июне и сентябре 1960 г. составляла также около 20% (Семенова, 1966).

Первый максимум потребления органического вещества илов приходится на июнь. В этот период наблюдается интенсивный рост старших возрастных стадий прошлогодней генерации *Chironomus f. l. plomosus* (L.). Во второй декаде июня проходит массовое окукливание и вылет имаго хирономид предыдущего года, в связи с чем общее потребление органического вещества илов несколько снижается. Однако уже в третьей декаде июня в связи с

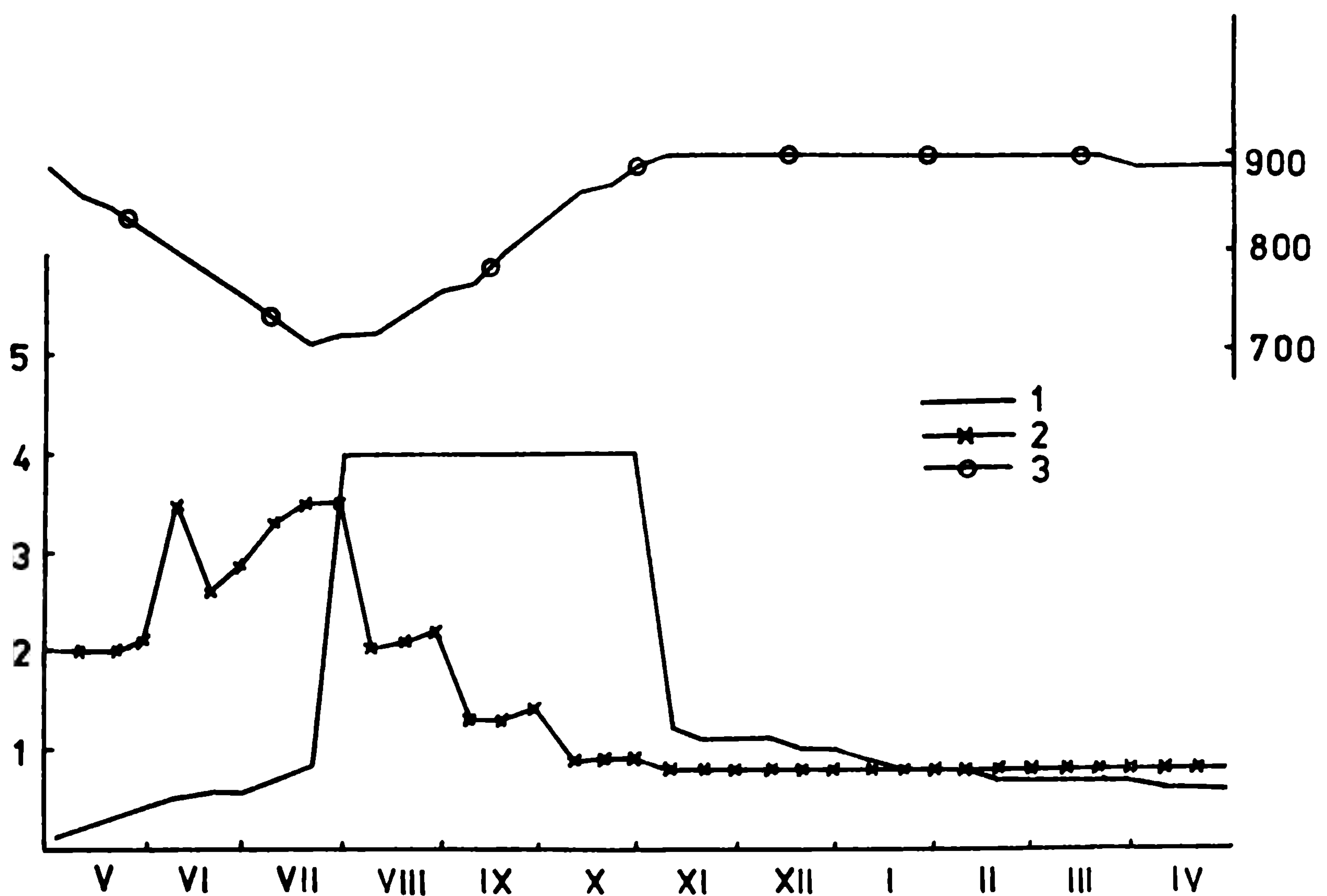


Рис. 4. Сезонная динамика пополнения, потребления содержания органического вещества в илах.

По оси абсцисс время, мес *по оси ординат слева* содержание органического вещества лах, ккал/м^2·сут ; *по оси ординат справа* содержание органического вещества в илах, ккал/м^2 *1* пополнение, *2* потребление, *3* содержание органического вещества в илах.

появлением в водоеме личинок хирономид летней генерации данного года величина потребления органического вещества детритофагами-собирателями вновь возрастает, достигая максимальных значений к концу июля. Одновременно в условиях интенсивного прогревания водной толщи и верхнего биоактивного слоя донных отложений вследствие высокой тепловой инерции озера в июне—июле активизируются процессы деструкции органического вещества донной микрофлорой.

В первой декаде августа в связи с вылетом летней генерации хирономид происходит второе понижение потребления органического вещества донных отложений. В дальнейшем наблюдается снижение как интенсивности минерализации илов донной микрофлорой, так и абсолютных величин ассимиляции органического вещества осенней генерацией хирономид в условиях понижения температуры водной толщи, вследствие начавшегося осеннего выхолаживания водной массы. В период ледостава убыль органического вещества илов (в результате деструкции его донной микрофлорой и потребления зимующей популяцией хирономид) минимальна в связи с резким снижением интенсивности метаболизма пойкилотермных организмов при температурах придонного слоя, близких к нулю.

При рассмотрении относительной роли популяции хирономид и донной микрофлоры в потреблении органического вещества илов оказывается, что их доли примерно равны в течение всего года.

Органическое вещество в илы поступает из двух источников: в результате осаждения мертвого органического вещества из водной толщи (в модели принята постоянная относительная скорость осаждения), и за счет поступления его с отмершей высшей водной растительностью. Принято, что интенсивное отмирание высшей водной растительности начинается после периода цветения, которое для Phragmites australis (Cav.) Trin ex Steud, дающего 87% суммарной продукции высшей водной растительности и Potamogeton lucens L. (12% суммарной продукции макрофитов — Распопов, 1978) приходится на июнь—июль.

Таким образом, в мае—июле донные отложения пополняются органическим веществом исключительно планктонного происхождения. Однако абсолютная величина этой составляющей приходной части баланса органического вещества в илах в первую половину вегетационного периода невелика (рис. 4), составляя менее 10% общего поступления органического вещества в донные отложения за год, вследствие интенсивной деструкции его в водной толще. С августа мощным источником органического вещества автохтонного происхождения в илах является высшая водная растительность. Из-за отсутствия каких-либо сведений о скорости отмирания и поступления органического вещества макрофитов в донные отложения в модели принято, что за период август—октябрь в илы ежесуточно поступает 1/120 часть величины годовой продукции макрофитов, рассчитанной для оз. Воже (Распопов, 1978), что составляет около 80% потока органического вещества в илы в этот период. Во время ледостава (ноябрь—апрель) ежесуточная величина поступления органического вещества составляет 1/700 от продукции высшей водной растительности за год, или 0,5 ккал/м^2 сут.

В общем потоке органического вещества в илистые донные отложения за год поступление органики с отмершей высшей водной растительностью составляет около 70%.

Анализ воспроизведенного на модели круговорота азота в экосистеме и составляющих баланса органического вещества в донных отложениях позволил сделать следующие выводы:

1. Расчеты на модели подтвердили предположение о так называемом «бентотрофном» типе круговорота вещества в оз. Воже, высказанном И. И. Николаевым (1975) на основании таких косвенных показателей как доля рыб-планктофагов в уловах и относительная площадь зарастаемости водоема.

2. Фитопланктон, являясь основным потребителем биогенных соединений из водной толщи, в модели в июне—июле испытывает острый дефицит элементов минерального питания водорослей, в частности, соединений минерального азота.

3. Фонд минерального азота в озере в течение года формируется на 80—96% за счет деструкции органического вещества донных отложений. Планктонный биоценоз в минерализации продуцируемого в водоеме органического вещества играет сугубо подчиненную роль.

4. В результате минерализации органического вещества автохтонного происхождения существующей в настоящее время в водоеме мощной популяцией Ch. plumosus в водную толщу поступает до 40% приходной составляющей баланса минерального азота в течение мая—июня, т. е. в период наихудшей обеспеченности фитопланктона соединениями минерального азота, когда процесс фотосинтеза лимитируется наличным фондом биогенного соединения. Таким образом, уровень развития хирономид в озере в указанный период может существенно влиять на величину первичной продукции фитопланктона в начале лета.

5. Не менее важный вклад в обеспечение планктонных продуцентов элементами минерального питания вносит донная микрофлора. В результате минерализации ею органического вещества иловых отложений в водную толщу поступает 35—70% соединений минерального азота летом и до 80% — зимой.

6. Существенным источником органического вещества в иловых донных отложениях является высшая водная растительность, поставляя около 70% суммарной величины потока органического вещества в илы за год. Детрит планктонного происхождения составляет всего 30% общей величины поступления органического вещества в илистые отложения за год.

ЛИТЕРАТУРА

Авинская М. В. Сезонная динамика фитопланктона озера Ильмень (по данным 1978 г.) — В кн.: Оценка кормовой базы озер в связи с рыбохозяйственными мероприятиями. Л., 1981, с. 97—103.

Балонов И. М. Сезонная и годовая периодичность развития фитопланктона Моложского и западной части Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1968—1972 гг.— В кн.: Антропогенные факторы жизни водоемов. Л., 1975, с. 47—66.

Белякова О. В. Модель сезонной динамики экосистемы мелководного водоема.— Водн. ресурсы, 1980, № 5, с. 130—139.

Курочкина А. А. Грунты оз. Воже.— В кн.: Озера Лача и Воже. Л., 1975, с. 17—18.

Лаугасте Р. А. Данные об альгофлоре Псковско-Чудского озера (1962—1967, 1970 гг.).— Тр. Псков. отд. ГОСНИОРХ, 1975, т. 1, с. 89—95.

Николаев И. И. Озеро как экологическая система.— В кн.: Гидрология озер и водохранилищ. ч. 1, М., 1975, с. 73—86.

Пырина И. Л., Минеева Н. М., Корнева Л. Г Летанская Г И. Фитопланктон и его продукция.— В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР ч. 2. Л., 1981, с. 15—64.

Распопов И. М. Высшая растительность озер Воже и Лача.— В кн.: Гидробиология озер Воже и Лача. Л., 1978, с. 12—27.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, с. 364.

Семенова Н. И. Химический состав грунтов Псковско-Чудского озера.— В кн.: Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера. Таллин, 1966, с. 35—42.

Сенатская Н. Ю. Фитопланктон и первичная продукция оз. Кубенского.— В кн.: Озеро Кубенское, ч. 2. Л., 1977, с. 107—128.

Сиренко Л. А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев, 1972, с. 204.

Судницына Д. Н. Ястремский В. В. Динамика фитопланктона Псковско-Чудского озера в 1970—1971 гг — Тр. Псков. отд. ГОСНИОРХ, Л., 1975, т. 1, с. 95—100.

Трифонова Н. А. Содержание и выделение азота донными отложениями Рыбинского водохранилища.— В кн.: Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974, с. 68--89.

O. V. Beliakova

ANALYSIS OF THE ANNUAL DYNAMICS OF MATTER FLOW IN THE ECOSYSTEM OF THE LAKE VOZHE BY THE ECOLOGIKAL MODEL

The role of the main trophic levels in the annual dynamics of matter flow in the body of water, in particular with reference to the components of balance of mineral nitrogen is estimated. The internal sources and particular the bottom community are shown to play the main role in the formation of the fund of biogenes in the ripe ecosystem of the large non-stratified body of water.

РЕФЕРАТЫ

УДК 591.524.11

К истории изучения донной фауны рек, водохранилищ и эстуарных районов. Пирожников П. Л.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 5—10 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

Приведены данные по истории изучения донной фауны Волги, Оки, Днепра, Оби и Енисея, проводившиеся в 20-е, 30-е и 40-е годы. Они завершились подготовкой капитальной сводки В. И. Жадина «Фауна рек и водохранилищ», опубликованной в 1940 г. и имевшей большое методическое значение для развития аналогичных исследований на других крупных реках страны. *Библ. 24.*

УДК 594.32.591.9

Брюхоногие моллюски сем. Trichotropidae в умеренных и холодных водах северного полушария. Голиков А. Н. В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 11—29 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

В результате ревизии установлено, что в умеренных и холодных водах северного полушария сем. Trichotropidae состоит из 6 родов и 19 видов, из которых 1 род (*Ciliatotropis*) и 4 вида (*Ciliatotropis japonica*, *C. striata*, *Ariadnaria densecostata*, *Iphinoe triseriata*) оказались новыми для науки. Приведены таблицы для определения, сведения по экологии и распространению родов и видов и пространственно-временная схема эволюции сем. Trichotropidae в холодных и умеренных водах северного полушария. Основными направлениями морфогенеза семейства оказались увеличение степени развития и вооружения периостракума и увеличение предельных размеров раковин. *Ил. 13, библ. 24.*

УДК 594.153

Особенности яйцеживорождения и систематика сфериид (Bivalvia Pisidioidea Spheriidae). Старобогатов Я. И., Корнюшин А. В.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 30—41 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

На основании изучения приспособлений к яйцеживорождению 15 видов Sphaeriidae из водоемов СССР и сопоставления полученных данных с литературными делается вывод, что, наряду с общей зависимостью плодовитости от размеров, существует специфичная для родов и внутриродовых групп видов характеристика, определяющая число овисаков (выводковых сумок) в полужабре и число эмбрионов в них. Эти данные, а также данные о морфологии раковины и замка позволяют описать в пределах широко распространенных родов новые подроды: *Asiocyclas* Starobogatov et Korniushin в роде *Amesoda*, *Parvimusculium* Starobogatov et Korniushin, *Morimusculium* Starobogatov, *Patagomusculium* Starobogatov в роде *Musculium* и перевести большинство евразиатских видов подрода *Sphaerium* s. str (кроме *S. corneum*) в подрод *Parasphaerium*. По чисто номенклатурным соображениям устанавливается новое родовое название *Shadinicyclas* (=*Sphaeriastrum* auct. = *Cyclas* auct.) для группы *Sphaerium rivicola*. Описываются как новые для науки *Amesoda* (*Asiocyclas*) *falsinucleus* Novikov, *Sphaerium* (*Parasphaerium*) *kozhovi* Starobogatov, *S.* (*Nucleocyclas*) *marisminus* Starobogatov, *Musculium* (*Parvimusculium*) *kufanovi* Starobogatov и обозначаются лектотипы *Amesoda* (*Asiocyclas*) *transversalis* и *Sphaerium* (*Nucleocyclas*) *nitidum*. *Табл. 1, ил. 19. библ. 19.*

УДК 577.473(26)+574.91+564.32

К вопросу о скорости изменения состава границ распространения морских моллюсков. Галкин Ю. И.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 42—49 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

В статье рассматриваются изменения в распределении в Баренцевом море моллюсков *Margarites olivaceus* и *Solariella obscura*, произошедшие в продолжение последних 50—70 лет, причем у второго из них, представленного в этом водоеме тремя подвидами, анализируются и изменения в распространении подвидовых категорий. Показывается, что под влиянием колебаний температурного режима в сроки, не превышающие нескольких десятилетий или даже лет, границы обитания и численность этих моллюсков испытывали существенные преобразования. Отмечается, что эти закономерности свойственны и другим представителям донной фауны, в связи с чем скорости, с которыми могут происходить эти процессы, должны учитываться при биогеографических, стратиграфических и палеогеографических построениях. *Ил. 6, библ. 2.*

УДК 594.1:591.044

Низкая осмотическая концентрация крови как общее свойство двустворчатых моллюсков, проникающих в пресные воды. Хлебович В. В., Комендантов А. Ю.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 50—56 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

Все исследованные в отношении их осморегуляции двустворчатые моллюски из пресных и разбавленных олигогалинных вод характеризуются очень низкой осмотической концентрацией их крови. Этим они демонстрируют четкое исключение из правила Бидла, которое постулирует как норму осмотическую концентрацию внутренней среды пресноводных животных не ниже соленостного эквивалента 5‰. Предполагается, что в некоторых группах беспозвоночных, колонизовавших пресные воды, сильное снижение осмоконцентрации крови было обязательным этапом. Двустворчатые моллюски остановились на этом первом этапе в связи с сильным развитием у них жаберного аппарата и соответствующими большими потерями солей в результате диффузии. *Библ. 20.*

УДК 594.1(265.54)

К вопросу о росте *Patinopecten yessoensis* (Jay) и *Crenomytilus grayanus* (Dunker) (Mollusca, Bivalvia) в северо-западной части Японского моря. Мандрыка О. Н.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 57—67 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

Приведены результаты изучения роста приморского гребешка и мидии Грея из различных мест обитания в северо-западной части Японского моря. Анализировались параметры уравнений линейного роста этих видов. Применение математического аппарата показало, что рост приморского гребешка достаточно стабилен, а у мидии Грея процесс роста сильно подвержен влиянию экологических факторов. Максимальная продолжительность жизни приморского гребешка варьирует в 1,54, а константа роста — в 1,65 раза, в то время как у мидии Грея продолжительность роста различается в 6, а константа — в 5,43 раза. *Табл. 3, ил. 3, библ. 34.*

УДК 595.132:577.472

К фауне нематод северо-запада СССР. Петухов В. А., Цалолихин С. Я.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 68—76 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

Рассматривается распределение нематод по водоемам региона в меридиональном и широтном направлениях. Особое внимание уделено отношению нематод к соле-

ности воды. Приводятся данные о встречаемости и элементах баланса нематод: численность, биомасса, продукция. *Табл. 4, библ. 16.*

УДК 595.132

Новые виды мермитид из Онежского озера. Рубцов И. А.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 77—88 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

Из Онежского озера описывается 6 новых видов: *Mesomermis zhadini* sp. n., *Spiculimermis onegaensis* sp. n., *Lanceimermis finogenovae* sp. n., *Brevimermis prorosea* sp. n., *Limnomermis* (?) *ochracea* sp. n., *Pseudomermis minuta* sp. n. Общая их особенность — мелкие размеры по сравнению с другими видами вышеназванных родов. *Ил. 6, библ. 8.*

УДК 595.18:592:599:210.5

Таксономический обзор фауны коловраток озера Байкал. Кутикова Л. А.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 89—105 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

Обобщены данные по фауне коловраток озера Байкал. Отмечено 153 вида (179 видовых и подвидовых категорий); приведены их местонахождения в Байкале; описаны новые виды рода *Notholca*; обсуждаются вопросы генезиса фауны байкальских коловраток. *Табл. 1, ил. 8, библ. 46.*

УДК 595.341.4

О видовой самостоятельности *Diacyclops limnobius* Kiefer — нового циклопа для фауны СССР. Алексеев В. Р., Попов Н. Я.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 106—115 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

Обосновано повышение статуса *D. bicuspidatus limnobius* Kiefer до уровня самостоятельного вида. Произведено доописание самки и первоописание самца из водоемов Тюменской области, дельты Волги. Приводятся сведения по экологии этого нового для фауны СССР циклопа. *Ил. 7, библ. 5.*

УДК 591.524.12:595.3

Фауна ветвистоусых и веслоногих ракообразных литоральной зоны малых озер северо-запада СССР. Моисеева И. Г., Алексеев В. Р.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 116—128 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

Приводятся сведения о видовом составе и количественном развитии ракообразных литоральной зоны 15 малых озер, расположенных на Карельском перешейке, южной части Ленинградской и Псковской областей. Показано, что в удобряемых озерах биомасса литорального зоопланктона в несколько раз выше, чем пелагического (в пересчете на 1 м^3). В неудобряемых озерах соотношение обратное. *Ил. 1, библ. 25.*

УДК 591.524.12

Хищное питание *Cyclops strenuus v. sevani* Mesch. в озере Севан. Иванова М. Б., Симонян А. А.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 129—141 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

Рассматриваются результаты опытов по питанию циклопов естественным комплексом зоопланктона и одним видом корма — науплиями копепод. Показано, что основным кормом для циклопов служат науплии, мелкие коловратки и младшие копеподиты циклопов и диаптомусов. Дафнии всех возрастов и копеподиты 3—6 диаптомусов циклопами потребляются слабо; индексы избирательности, рассчитанные по изменению численности в экспериментальных сосудах особей

этих двух групп, всегда имели отрицательную величину. Получены зависимости между биомассой кормовых организмов и степенью их выедания планктонными хищниками — циклопами. *Табл. 5, ил. 4, библ. 17*

УДК 595.373

Рост и продукция *Asellus aquaticus* **(L.) (Isopoda) в прибрежных зарослях Невской губы Финского залива. Панов В. Е.** В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 142—161 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

В период с мая по ноябрь 1984 г. на трех постоянных станциях в прибрежных зарослях Невской губы отбирались количественные пробы беспозвоночных. Определены размерно-весовые соотношения, плодовитость, зольность, калорийность и скорость потребления кислорода у *Asellus aquaticus*. Рассчитаны также уравнение весового роста; соматическая и генеративная продукция, *P/B*-коэффициенты популяции водяного ослика. Рассмотрено влияние беспозвоночных хищников на продукционные показатели популяции *Asellus aquaticus*. Проведено сравнение полученных показателей с аналогичными характеристиками популяций *Asellus aquaticus* из других водоемов. *Табл. 1, ил. 16, библ. 22.*

УДК 574.587(28)

О соотношении биомасс мейо- и макробентоса и доле мейобентоса в общей биомассе зообентоса в озерных экосистемах при различной продуктивности бентосных сообществ. Курашов Е. А. В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 162—171 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

На примере Ладожского озера и 47 озер мира сопоставляется количественное развитие мейо- и макробентоса в зависимости от уровня продуктивности донных биоценозов. Показано, что с ростом биомассы макробентоса наблюдается более медленный рост средних показателей биомассы мейобентоса. Обсуждаются механизмы, приводящие к тому, что по мере роста продуктивности бентосных сообществ роль мейобентоса в процессах трансформации вещества и энергии закономерно снижается. *Табл. 2, ил. 5, библ. 26.*

УДК 574.583:556.55(471.2)

Локализация продуктивных зон пелагиали больших озер в связи с неоднородностью вод. Смирнова Т. С.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 172—182 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

В больших озерах северо-запада СССР, характеризующихся дифференциацией вод в связи с их различным происхождением, отмечается повышение продуктивности зоопланктона и других сообществ в районах смешения различных водных масс. Увеличение продуктивности зоопланктона можно обнаружить при анализе его распределения по акватории и рассмотрении хода изменений количественных показателей. *Ил. 5, библ. 18.*

УДК 577.472(28):51

Анализ внутригодовой динамики потоков вещества в экосистеме озера Воже на имитационной модели. Белякова О. В.— В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 183—191 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 152).

На имитационной модели сезонной динамики компонентов экологической системы оз. Воже (северо-запад СССР) оценена роль основных трофических звеньев во внутригодовой динамике потоков вещества в водоеме, в частности, на примере составляющих баланса минерального азота в озере. Показана определяющая роль внутренних источников, и, особенно, донного сообщества, в формировании фонда биогенных соединений в зрелой экосистеме крупного нестратифицированного водоема. *Ил. 5, библ. 13.*

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие . 3

Пирожников П. Л. К истории изучения донной фауны крупных рек, водохранилищ и эстуарных районов . . 5

Голиков А. Н. Брюхоногие моллюски сем. Trichotropidae в умеренных и холодных водах северного полушария 11

Старобогатов Я. И., Корнюшин А. В. Особенности яйцеживорождения и систематика сфериид (Bivalvia Pisidioidea Sphaeridae) 30

Галкин Ю. И. К вопросу о скорости изменения состава и границ распространения морских моллюсков . 42

Хлебович В. В., Комендантов А. Ю. Низкая осмотическая концентрация крови как общее свойство двустворчатых моллюсков, проникающих в пресные воды . . . 50

Мандрыка О. Н. К вопросу о росте *Patinopecten yessoensis* (Jay) и *Crenomytilus grayanus* (Dunker) (Mollusca, Bivalvia) в северо-западной части Японского моря . 57

Петухов В. А., Цалолихин С. Я. К фауне нематод северо-запада СССР 68

Рубцов И. А. Новые виды мермитид из Онежского озера . 77

Кутикова Л. А. Таксономический обзор фауны коловраток озера Байкал 89

Алексеев В. Р., Попов Н. Я. О видовой самостоятельности *Diacyclops linmobius* Kiefer 1978 — нового циклопа для фауны СССР 106

Моисеева И. Г., Алексеев В. Р. Фауна ветвистоусых и веслоногих ракообразных литоральной зоны малых озер северо-запада СССР 116

Иванова М. Б., Симонян А. А. Хищное питание *Cyclops strenuus v. sevani* Mesch. в озере Севан . 129

Панов В. Е. Рост и продукция *Asellus aquaticus* (L.) (Isopoda) в прибрежных зарослях Невской губы Финского залива 142

Курашов Е. А. О соотношении биомасс мейо- и макробентоса и доле мейобентоса в общей биомассе зообентоса в озерных экосистемах при различной продуктивности бентосных сообществ 162

Смирнова Т С. Локализация продуктивных зон пелагиали больших озер в связи с неоднородностью вод 172

Белякова О. В. Анализ внутригодовой динамики потоков вещества в экосистеме озера Воже на имитационной модели 183

Рефераты 193

CONTENTS

Introduction . . . 3
Pirozhnikov P. L. On the history of study of the bottom fauna of large rivers, water reservoirs and estuaries . . . 10
Golikov A. N. Gastropod family Trichotropidae in the temperate and cold waters of the Northern Hemisphaere . . 29
Starobogatov Y I., Korniushin A. V The characteristics of the ovovivipary and the taxonomy of finclams (Bivalvia Pisidioidea Sphaeriidae) 41
Galkin Y I. About of the velocity of changes of the properties of the distribution borders of marine molluscs . . . 49
Khlebovich V V., Komendantov A. Yu. Low osmotic concentration of blood as a general characteristic of Bivalvia from fresh and oligohaline waters . . 56
Mandryka O. N. Sea-water bivalves: comparative growth of two species 67
Petukhov V. A., Tsalolikhin S. Ja. On the nematofauna of the nort-western USSR . . . 76
Rubzov I. A. New species of mermitids from Onega-lake 88
Kutikova L. A. Taxonomic review of the rotifer fauna of the lake Baikal 105
Alexeyev V R., Popov N. Ya. On the specific status of Diacyclops limnobius Kiefer-new to fauna of the USSR 115
Moiseeva I. G., Alexeev V. R. The fauna of Cladocera and Copepoda in the littoral zone of small lakes of the nort-western USSR . 128
Ivanova M. B., Simonian A. A. The predation of Cyclops strenuus v. sevani Meschkova in the lake Sevan 141
Panov V. E. Growth and production of Asellus aquaticus (L.) (Isopoda) in the littoral vegetation of Neva inlet of the Gulf of Finland . 161
Kurashov E. A. On the relation of meio- and macrobenthos and the share of meio-benthos in the biomass of zoobenthos in lake ecosystems in the benthic communities at various levels of productivity 171
Smirnova T S. Localization of the productives zones in the pelagial of large lakes in connection with the water heterogeneity 182
Beliakova O. V Analysis of the annual dynamics of matter flow in the ecosystem of the lake Vozhe by the ecological model 191
Summary 193

ИССЛЕДОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ И МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Труды Зоологического института АН СССР
Том 152

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1986 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *С. Е. Станкевич*

Сдано в набор 22.09.86. Подписано к печати 12.12.86. М-19026. Формат 60×90 1/16.
Бумага тип. Печать офсетная. Объем 12,25 п. л., 11,39 усл.-печ. л. 10 уч.-изд. л.
Тираж 700 экз. Заказ № 2041. Цена 1 р. 60 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб. 1.

Типография № 2 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55